



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



# **Sistemática y relaciones biogeográficas de los peces del Titoniano (Jurásico Tardío) de la Cuenca Neuquina de Argentina**

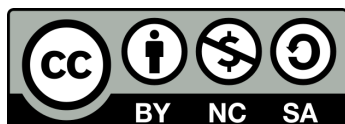
**Gouric Cavalli, Soledad**

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Cione, Alberto Luis

Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
2013

Acceso en:  
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20130909001300>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons  
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
FCNyM - UNLP



## **Sistemática y relaciones biogeográficas de los peces del Titoniano (Jurásico tardío) de la Cuenca Neuquina de Argentina**

**Lic. Soledad Gouiric Cavalli**

Trabajo de Tesis para optar por el  
título de Doctor en Ciencias Naturales

Director: Dr. Alberto Luis Cione  
(Facultad de Ciencias Naturales y Museo,  
Universidad Nacional de La Plata, CONICET)  
Tomo I. La Plata 2013

*" A mis viejos, Dani y Gachi  
Gracias por ser **TAN** geniales. Gracias por  
enseñarme a ser quien soy, así sin disfraz ni  
mascarita, gracias por confiar en mi y por  
apoyarme siempre, Gracias por ser mis amigos  
y ayudarme a ser así de feliz !"  
Al Grandioso Lucho que está y estuvo siempre  
a mi lado en todo momento. Te adoro!*

"You have brains in your head. You have feet in your shoes. You can steer yourself in any direction you choose." - Dr. Seuss

"Think you can think any wish that you wish"-Dr. Seuss

"It is better to know how to learn than to know"- Dr. Seuss





## Agradecimientos

En este apartado voy a intentar agradecer a familiares, amigos y colegas que influyeron en la realización de esta tesis. Este trabajo no hubiera sido posible sin la ayuda, comprensión y contención de numerosas personas que intentaré nombrar. Gracias a cada uno de ustedes por su colaboración tanto en lo personal como en lo laboral.

En primer lugar quiero agradecer a mi director Dr. Alberto Luis Cione por confiar en mí, por brindarme su apoyo durante mi carrera, desde los inicios, como estudiante de segundo año de la carrera de Biología (Orientación Paleontología), cuando demostré interés por los peces fósiles Alberto siempre me alentó. Sin su apoyo jamás hubiera sido posible encarar este proyecto, de modo que Alberto: Muchas pero Muchas gracias por todo!!!!

A la Dra. Mercedes Azpelicueta quien siempre estuvo dispuesta a colaborar conmigo.

A la Dra. Gloria Arratia quien siempre, desde los comienzos de este trabajo de tesis me alentó, brindándome su ayuda en lo que fuera necesario, mostrándose súper interesada en mi trabajo, aportándome datos de suma utilidad, siendo consejera y cariñosa. Gracias por las charlas enriquecedoras tanto científica como personalmente. Gracias por ser mi compañera, escuchando y aconsejándome durante mis aventuras en Alemania y vía mail siempre!. ¡¡¡¡Gracias querida Gloria por estar presente siempre!!!! Gracias por darme confianza, por alentarme en este camino que recién empiezo a recorrer.

Al Lic. Alberto Garrido por permitirme estudiar la colección de peces del Museo Dr. Prof. Juan Olsacher y mantenerme siempre al tanto de los nuevos hallazgos realizados en las sucesivas campañas, como así también por brindarme datos, fotos y cualquier cosa que pidiera, sin importar el día de la semana o la hora.

Al personal del Museo Dr. Prof. Juan Olsacher (Valeria, Carla, Javier, Jerónimo y Belén) por estar siempre, cebarme mate mientras trabajaba en el museo, por el interés, la compañía y por hacer muchísimo más amenos mis días de visita en Zapala. Gracias amigos!!

A la Dra. Carolina Acosta-Hospitaleche por su ayuda constante y desinteresada, por estar siempre en todo momento, escuchando, colaborando, aconsejando. Gracias! Por los consejos, por los mates, por los fines de semana, por todo! Por leer la primera versión de esta tesis y alentarme! Gracias! Pero por sobre todas las cosas por tu amistad Carito!

A Daniel Cabrera "Danito", que me ha soportado y escuchado más de una vez, con el que he charlado y mirado los peces miles de veces bajo la lupa, he llegado a conclusiones de las que después me arrepentí. Quien me ayudó en muchas oportunidades con mis aventuras para el edición de la tesis, los dibujos, etc. Gracias por cuidar mis mascotas cuando tuve

que viajar. Gracias por hacerme reír cuando sentía que no podía más, por todo eso que vos sabés Danito, Gracias!!

A Guillermina Giordano “Guillín”, gracias amiga, un gracias especial para una persona especial, te quiero! Gracias por hacer que esos ratos que pasábamos juntas, duraran semanas! Gracias por las charlas a distancia, por los mensajes, los millones de mails en el día. Gracias por se remanso y abrazo redondito a distancia! ¡Gracias amiguita!

Quiero expresar mi gratitud al Lic. Mariano Bond por su ayuda durante la segunda etapa de este trabajo de tesis. Por comprender, soportar y sobrellevar con una sonrisa y muchos chistes, el amontonamiento de cajas en parte de lo que es su laboratorio.

Al Dr. Francisco (Pancho) Goin, quien siempre me alentó y se mostró interesado en mis avances, quien además de ser una excelente persona, siempre estuvo dispuesto a colaborar al más mínimo inconveniente que surgiera en mi camino.

Al Dr. Marcelo Reguero (Museo de La Plata) quien siempre me apoyó en todo momento y confió en mi brindándome la posibilidad de compartir proyectos científicos.

A la Dra. Martina Kölbl-Ebert y al Sr. Martin Ebert por permitirme estudiar la colección de peces presente en el Jura-Museum, Eichstätt. Al Sr. Martin Ebert quien siempre se mostró interesado en mi trabajo y me mantuvo al tanto de los nuevos hallazgos realizados por el personal del Jura-Museum, cediéndome además fotografías del material tipo de *Orthocormus teyleri* Lambers y bibliografía. Al Dr. Florian Witzmann y Dr. Oliver Hampe por permitirme estudiar la colección de peces del Museum für Naturkunde, Berlín, agradezco especialmente a Florian Witzmann quien siempre fue tan cordial y me ayudó mucho con los papeles de las cuentas bancarias en Alemania. Al Dr. Ronald Böttcher por permitirme estudiar la colección de peces del Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart y por ser tan cordial y estar atento en todo momento. Al Dr. Markus Möser por que fue quien proporcionó los especímenes para su revisión durante mi estadía en el Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München.

Al Dr. Jeff Liston “Big Dead Fishes” con quien he tenido largas charlas y quien me ha alentado en todo momento desde que lo conocí! Gracias por todo querido Jeff!, Gracias por la confianza, la predisposición, las propuestas de trabajo, las largas charlas a distancia, la amistad!

Quiero agradecer a las siguientes personas que me permitieron el acceso a material a su cuidado: Dr. Marcelo Reguero (Museo de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina); Dr. Alejandro Kramarz (Museo de Ciencias Naturales, Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina); Dr. Rodolfo Coria (Museo Carmen Funes, Plaza Huincul, Neuquén, Argentina); Dra. Martina Kölbl-Ebert (Jura-Museum, Eichstätt, Alemania); Dr. Florian Witzmann

(Museum für Naturkunde, Berlín, Alemania); Dr. Ronald Böttcher (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Alemania); Dr. Oliver Rauhut y Dr. Markus Möser (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München, Alemania).

A Leonel Acosta “Leito”, quien me ayudó con la preparación de algunos de los materiales estudiados y me cebó ricos mates en el laboratorio de preparación.

A las siguientes personas por ser ASÍ de buenos amigos y compañeros, escuchándome, acompañándome, aconsejándome, colaborando conmigo en todo momento, en diferentes instancias y de diferente manera: Daniel Cabrera, Carolina Gandrup (mi doctora particular), Guillermina Giordano “Guillín”, Mónica “Monakos” Hernández, Noelia “la Colo” Urbina, Carolina Acosta-Hospitaleche, Leonel Acosta, Yanina Herrera “Yana”, Emilia Sferco, Verónica Vennari, Francisco Salvador Solari Orellana “Pancho”, Néstor Toledo, Federico “Dino” Degrange, Javier Echavarría, Javier Gelfo, Juliana Sterli.

A mis amigos de siempre, los que me aguantaron hablar de peces todo el tiempo, los que entendieron mi ausencia, los que estuvieron en los momentos más difíciles: Matu, Seba, Emilio, Cristian, Gonxa, Jorge, Maite, Plex. Gracias por los abrazos, los mates, la (s) cerveza (s), las charlas, la música, las pinturas, las risas!

A mi primo Guille, por ser quien, a pesar de la distancia, estuvo presente desde que empecé mi carrera, gracias por dejarme ser la familia que uno elige (la mejor!), gracias por el café, la música, las mañanas danzarinas, los llamados desde allá lejos, el cariño, GRACIAS! te quiero, te admiro, te adoro!

A Elissambura ilustración y diseño (Paula) por hacer las tapas de esta tesis, por soportarme cuando estaba súper inquieta y aguantar cada corrección que le hice, por saber exactamente que tipo de dibujitos iban a gustarme, por todo eso y más, Gracias Pau!!!!

A la Secretaría de Postgrado de la FCNyM de la Universidad Nacional de La Plata, en particular a Lorena Marques, Verónica Ribelotta y Carolina Acosta Hospitaleche por su buena predisposición.

A Néstor y su señora por la cantidad de horas invertidas en sacar fotocopias y escuchar mis pedidos, a veces, por demás exquisitos.

Al personal de biblioteca Florentino Ameghino quienes siempre me buscaron la bibliografía más rara en los lugares más recónditos, Gracias chicas!

Casi al final pero en realidad en primer lugar, quiero agradecer a quienes de verdad siempre me apoyaron, alentaron, abrazaron, ayudaron, escucharon; mis viejos Dani y Gachi, dos personas por demás especiales, mágicas, maravillosas. Viejos, sin ustedes esto y otras tantas cosas no hubieran sido posibles, gracias por el apoyo, por el esfuerzo, por

alentarme a seguir adelante a pesar de las adversidades. Pa, se que vos estas feliz, donde sea que estés! Se que estás ahí, sonriendo, feliz, con una cervecita negra en la mano y escuchando The Who! Esto es para vos y la mami! Gracias!!!! Los quiero muchísimo!

A mis nonos (Raúl y Beba) que siempre pero siempre me hicieron sentir que podía hacer esto y cualquier cosa que me propusiera! Tata, estarás con el papi, feliz por allá!

A vos querido Lucho que siempre, desde el comienzo de la carrera me ayudaste y me escuchaste miles de veces hablar, reír y refunfuñar. Gracias por las largas y enriquecedoras charlas científicas. Gracias por estar siempre, incondicionalmente. Gracias por ayudarme con los dibujos en la etapa final de la tesis. Gracias por aguantarme durante todo este tiempo, que es un montón. Gracias, gracias, gracias te quiero mucho mucho muchísimo!!

A mis mishis (Luana y Tori) y a mi perrito (Sokka) porque Luana está conmigo desde que empecé la facultad y me acompañó durante todo este tiempo dándome mucho amor y Tori que llegó en un momento difícil y me alegró la vida. Gracias a ellas que cariñosamente se sentaban en mi falda mientras escribía sin parar. Gracias por hacer mi vida más feliz =^.^=. Si me olvido de alguien, cosa que puede pasar teniendo en cuenta mi memoria efímera, sepan disculpar y sientan que les agradezco porque es así aunque no esté aquí escrito.

Gracias a cada uno de ustedes!

A la Agencia de Promoción Científica y Tecnológica y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por la Beca Inicial y la Beca de Postgrado tipo II que me permitieron realizar esta tesis. A la Deutscher Akademischer Dienst por la Beca de investigación para doctorandos y jóvenes científicos que me permitió visitar colecciones en los principales museos de Alemania.

Quiero agradecer a los jurados de tesis Gloria Arratia Fuentes, Carolina Acosta Hospitaleche y Jorge Casciotta quienes relegaron sus tareas para leer mi tesis. Es un honor haber contado con ustedes. Muchas gracias por haber aceptado ser mis jurados. Muchas gracias por sus valiosos aportes, comentarios, sugerencias, tirones de oreja, etc... que ayudaron a que esta tesis mejorara notablemente! Muchas pero muchas GRACIAS!

A la Universidad PÚBLICA y GRATUITA y a todos los que lucharon porque así fuera y así permanezca.

<b>AGRADECIMIENTOS</b>	<b>A</b>
<b>RESUMEN</b>	<b>10</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>16</b>
<b>CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN</b>	<b>21</b>
<b>1.1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>22</b>
<b>1.2. LA ICTIOFAUNA MARINA JURÁSICA DE GONDWANA</b>	<b>26</b>
<b>1.2.1 Introducción</b>	<b>26</b>
Chile	26
Antártida	28
Cuba	29
África	29
Argentina	30
<b>1.3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE TRABAJO</b>	<b>31</b>
<b>1.3.1. Objetivo General.</b>	<b>31</b>
<b>1.3.2. Objetivos particulares</b>	<b>32</b>
A. Sistemáticos	32
B. Estratigráficos	32
D. Biogeográficos	32
<b>1.4. HIPÓTESIS</b>	<b>33</b>
<b>CAPÍTULO 2: MATERIAL Y MÉTODOS</b>	<b>34</b>
<b>2.1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>35</b>
<b>2.2. LISTADO DE MATERIAL ESTUDIADO</b>	<b>35</b>
<b>2.2.1. Pachycormiformes</b>	<b>35</b>
Otros paquicórmidos de la Cuenca Neuquina	39
<b>2.2.2. Aspidorhynchiformes</b>	<b>39</b>
Otros peces óseos del Miembro Los Catutos	41
<b>2.3. ABREVIATURAS</b>	<b>44</b>
<b>2.3.1 Abreviaturas institucionales-</b>	<b>44</b>



<b>2.3.2. Bibliografía seguida para la terminología osteológica utilizada-</b>	<b>44</b>
<b>2.3.3. Abreviaturas anatómicas-</b>	<b>45</b>
- Cráneo-	45
-Canales sensoriales-	46
-Cinturas-	46
-Aletas pares e impares-	46
<b>2.4. PREPARACIÓN DE LOS MATERIALES</b>	<b>47</b>
<b>2.4.1. Técnicas de preparación utilizadas</b>	<b>48</b>
2.4.1.1 Limpieza con ácido acético	48
2.4.1.2. Limpieza mecánica	49
<b>2.5. MERÍSTICA</b>	<b>49</b>
<b>2.5.1. Descripción de las medidas tomadas</b>	<b>49</b>
A. Aspidorhynchiformes	49
B. Pachycormiformes	50
<b>2.6. METODOLOGÍA DE ANÁLISIS</b>	<b>51</b>
<b>2.6.1. Análisis anatómico-comparativo</b>	<b>51</b>
<b>2.6.2. Análisis bioestratigráfico y consideraciones tafonómicas</b>	<b>51</b>
<b>2.7. ANÁLISIS FILOGENÉTICOS</b>	<b>52</b>
<b>2.7.1 Construcción de la matriz</b>	<b>53</b>
<b>2.7.2. Estrategia de búsqueda de árboles</b>	<b>65</b>
<b>2.7.3. Exploración de datos y medidas de soporte</b>	<b>65</b>
<b>2.8. IMÁGENES</b>	<b>65</b>
<b>2.8.1. Listado de las figuras y apéndices</b>	<b>66</b>
<b>CAPÍTULO 3: CONTEXTO GEOLÓGICO</b>	<b>50</b>
<b>3.1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>50</b>
<b>3.1.2. Antecedentes</b>	<b>54</b>
<b>3.2. EVOLUCIÓN GEODINÁMICA Y UNIDADES LITOESTRATIGRÁFICAS DE LA CUENCA NEUQUINA</b>	<b>56</b>
<b>3.3. FORMACIÓN PICÚN LEUFÚ (CALIZAS MICRÍTICAS, LIMOLITAS Y ARCILITAS)</b>	<b>60</b>

<b>3.4. FORMACIÓN VACA MUERTA (PELITAS, MARGAS BITUMINOSAS, CALIZAS)</b>	<b>61</b>
<b>3.4.1. Miembro Los Catutos</b>	<b>63</b>
3.4.1.1 Perfil Los Catutos: Características generales	64
<b>3.5. INTERPRETACIÓN PALEOAMBIENTAL DE OTRAS LOCALIDADES DE LA FM. VACA MUERTA.</b>	<b>68</b>
<b>3.6 COMENTARIOS TAFONÓMICOS</b>	<b>69</b>
<b>3.6.1 Introducción</b>	<b>69</b>
<b>3.6.2 Calizas litográficas de Los Catutos-Breve caracterización</b>	<b>73</b>
<b>3.6.3 Análisis y resultados</b>	<b>74</b>
3.6.3.1 Interpretación	76
 <b>CAPÍTULO 4: REVISIÓN SISTEMÁTICA</b>	
<b>4.1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>79</b>
<b>4.2. SECCIÓN A- PACHYCORMIFORMES</b>	<b>80</b>
<b>4.2.1 Antecedentes</b>	<b>80</b>
<b>4.2.2 Caracterización general</b>	<b>89</b>
<b>4.2.3. Géneros atribuidos al Orden</b>	<b>92</b>
<b>Diagnosis de la familia</b>	<b>94</b>
<i>Notodectes Dolgopol de Saez</i>	<b>95</b>
<b>4.3.1 Descripción-</b>	<b>96</b>
4.3.1.1 Introducción	96
<b>4.3.1.2 Estado general de preservación-</b>	<b>96</b>
<b>4.3.1.3 Cráneo-</b>	<b>97</b>
<i>Parietal = frontal de la antigua terminología</i>	97
<i>Postparietal = parietal de la antigua terminología</i>	97
<i>Dermoesfenótico</i>	97
<i>Dermopterótico</i>	98
<i>Complejo temporal = fronto-parietal = temporal boss</i>	98
<b>Huesos de la región orbitaria-</b>	<b>98</b>
<i>Anillo esclerótico</i>	98
<i>Serie infraorbital y elementos vecinos</i>	98
<b>Serie opercular</b>	<b>98</b>
<b>Mandíbula superior-</b>	<b>98</b>
<i>Maxilar</i>	98
<i>Supramaxilar</i>	99
<i>Premaxilar</i>	99
<b>Mandíbula inferior-</b>	<b>99</b>
<i>Dentario</i>	99

<i>Surangular</i>	101
<i>Angular</i>	101
<i>Placas coronoideas</i>	101
<b>Aparato suspensorio y huesos del paladar-</b>	101
<i>Hiomandibular</i>	101
<b>Aparato branquial y arco hioideo</b>	102
<b>4.3.1.4 Discusión y asignaciones previas</b>	<b>103</b>
<b>Pachycormiformes gen. et sp. nov. A</b>	<b>107</b>
<b>Diagnosís del género.</b>	107
<b>4.3.2 Descripción.</b>	<b>110</b>
<b>4.3.2.1. Estado general de preservación de los materiales.</b>	<b>110</b>
<b>4.3.2.2 Cráneo-</b>	<b>111</b>
<i>Rostrodermoetmoides</i>	112
<i>Parietal</i>	113
<i>Postparietal</i>	113
<i>Dermoesfenótico</i>	113
<i>Dermopterótico</i>	113
<i>Complejo temporal (=temporal boss, = complejo fronto-parietal)</i>	113
<i>Nasal</i>	114
<i>Anteorbital</i>	115
<i>Suborbital</i>	115
<b>Serie opercular</b>	115
<i>Preopérculo</i>	115
<i>Opérculo</i>	115
<b>Mandíbula superior-</b>	116
<i>Premaxilar</i>	116
<i>Maxilar</i>	116
<i>Supramaxilar</i>	117
<b>Mandíbula inferior-</b>	117
<i>Dentario</i>	118
<i>Surangular</i>	119
<i>Articular</i>	119
<i>Prearticular</i>	119
<i>Placas coronoideas</i>	119
<i>Placa gular</i>	120
<b>Aparato suspensorio y huesos del paladar</b>	120
<i>Hiomandibular</i>	120
<i>Cuadrado</i>	120
<i>Paraesfenoides</i>	121
<b>Aparato branquial y arco hioideo-</b>	121
<i>Ceratohial</i>	122
<b>Eje axial y elementos asociados-</b>	123
<i>Huesos intermusculares: Supraneurales</i>	123
<b>4.3.2.3. Esqueleto apendicular-</b>	<b>124</b>
<b>Cintura escapular-</b>	124
<i>Cleitro</i>	124
<i>Supracleitro</i>	125
<b>Aleta pectoral-</b>	125
<b>Aletas impares-</b>	126
<b>Cintura y aletas pélvicas-</b>	126
<b>4.3.2.4 Escamas-</b>	<b>126</b>

4.3.2.5 Discusión -	126
4.3.2.6 Comentarios finales	127
Pachycormiformes gen. et sp. nov. B	
Diagnosis del género	133
4.3.3 Estado general de preservación-	134
4.3.3.1 Descripción	134
4.3.3.2 Elementos constituyentes del esqueleto caudal	136
<i>Vértebras preurales</i>	136
<i>Placa hipural</i>	137
<i>"Uroneurales"</i>	137
<i>Espina neural</i>	138
<i>"Epurales"</i>	138
<i>Escudos</i>	138
<i>Fulcras</i>	138
4.3.3.3 Discusión y comentarios	138
Pachycormiformes indeterminados	142
Materiales asignados a la familia Pachycormidae	142
4.3.4 Descripción	142
4.3.4.1 Estado general de preservación	142
4.3.4.2 Esqueleto axial	143
Columna vertebral-	143
4.3.4.3 Aletas impares	144
Aleta anal-	144
Aleta caudal-	145
4.3.4.4 Discusión	147
4.4. SECCIÓN B- ASPIDORHYNCHIFORMES	149
4.4.1. Antecedentes	149
4.4.2. Géneros atribuidos al Orden	153
Aspidorhynchidae Nicholson y Lydekker	153
Diagnosis de la familia	153
<i>Belonostomus</i> Agassiz	154
Diagnosis del género	154
<i>Belonostomus</i> nov. sp. A	155
Diagnosis de la especie	155
4.5.1. Estado general de preservación	156
4.5.1.2 Descripción	156
Cráneo-	157
Complejo fronto-parieto-dermopterótico	157
Extraescapular	158
Postemporal	158
Mandíbula superior-	159

<i>Maxilar</i>	159
<i>Supramaxilar</i>	160
<b>Mandíbula inferior-</b>	161
<i>Predentario</i>	161
<i>Dentario</i>	163
<i>Angular</i>	164
<i>Retroarticular</i>	165
<b>Rostro</b>	165
<i>Premaxilar</i>	166
<i>Rostral</i>	166
<i>Ectopterigoides</i>	167
<b>Huesos de la órbita</b>	167
<i>Serie infraorbital</i>	167
<i>Dermoesfenótico</i>	168
<i>Supraorbital</i>	169
<i>Placas suborbitales</i>	169
<i>Nasal</i>	169
<b>Serie opercular-</b>	170
<i>Preopérculo</i>	170
<i>Canal preopercular</i>	170
<i>Opérculo</i>	171
<i>Interopérculo</i>	172
<b>Postcráneo-</b>	173
<i>Vértebras</i>	173
<i>Aleta pectoral</i>	174
<b>Escamas-</b>	175
<b>4.5.1.3 Discusión y comentarios</b>	<b>177</b>
<b><i>Belonostomus nov. sp. B</i></b>	<b>179</b>
<b>    Diagnosis de la especie</b>	<b>180</b>
<b>4.5.2 Descripción</b>	<b>180</b>
<b>    Cráneo-</b>	182
<i>Complejo fronto-parieto-dermopterótico</i>	182
<i>Dermoesfenótico</i>	183
<i>Premaxilar</i>	183
<i>Rostral</i>	185
<b>    Serie opercular-</b>	185
<i>Preopérculo</i>	185
<i>Opérculo</i>	185
<i>Subopérculo</i>	186
<i>Interopérculo</i>	186
<b>    Serie orbital-</b>	186
<i>Infraorbitales</i>	186
<i>Suborbital</i>	187
<b>    Mandíbula superior-</b>	187
<i>Premaxilar</i>	187
<i>Maxilar</i>	187
<i>Supramaxilar</i>	188
<b>    Mandíbula inferior-</b>	188
<i>Predentario</i>	189
<i>Dentario</i>	190
<i>Angular</i>	191
<i>Articular</i>	191
<i>Retroarticular</i>	191



<b>Aparato suspensorio-</b>	191
<i>Hiomandibular</i>	191
<i>Ectopterigoides</i>	192
<i>Metapterigoides</i>	193
<b>Esqueleto apendicular-</b>	193
<b>Cintura escapular</b>	193
<i>Cleitro</i>	193
<i>Supracleitro</i>	194
<i>Escápula + Coracoides + Mesocoracoides</i>	195
<b>Esqueleto apendicular-</b>	196
<b>Aletas pectorales</b>	196
<b>Esqueleto apendicular-Cintura y aleta pélvica.</b>	196
<b>Aletas impares-aleta dorsal, anal y caudal.</b>	196
<b>Aleta caudal.</b>	196
<i>Vértebras preurales</i>	198
<i>Vértebras urales</i>	199
<i>Hipurales</i>	199
<b>Esqueleto axial.</b>	199
<i>Columna vertebral</i>	199
<b>Escamas</b>	200
 <b>4.5.2.1 Discusión y Comentarios</b>	 <b>200</b>
 <b>Aspidorhynchidae indet. Gouiric-Cavalli y Cione</b>	 <b>202</b>
 <b>4.5.3 Descripción</b>	 <b>205</b>
<i>Radios caudales principales</i>	205
<i>Radios procurrentes</i>	206
<i>Fulcro basal</i>	206
<i>Fulcro marginal</i>	207
<i>Escamas asociadas</i>	207
 <b>4.5.3.1 Discusión y Comentarios</b>	 <b>208</b>
 <b>CAPÍTULO 5: ANÁLISIS FILOGENÉTICOS</b>	 <b>211</b>
 <b>5.1. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES</b>	 <b>212</b>
<b>“Halecostomi”</b>	<b>218</b>
<b>Holostei</b>	<b>221</b>
<b>Teleosteomorpha</b>	<b>221</b>
<b>Teleostei</b>	<b>222</b>
 <b>5.2. RELACIONES FILOGENÉTICAS DE PACHYCORMIFORMES Y ASPIDORHYNCHIFORMES</b>	 <b>224</b>
 <b>5.3. HIPÓTESIS FILOGENÉTICAS A CONTRASTAR</b>	 <b>234</b>
 <b>5.4. METODOLOGÍA DE TRABAJO Y ANÁLISIS.</b>	 <b>234</b>

5.4.1. Datos o entradas faltantes (?)	236
5.4.2. Caracteres utilizados en la presente tesis.	237
5.4.3. Discusión de caracteres.	244
5.4.4. Consideraciones generales, estrategias de búsqueda de árboles y exploración de datos	278
<b>5.5 RESULTADOS</b>	<b>280</b>
5.5.1. Topologías más parsimoniosas	280
5.5.2. Identificación de taxones saltantes o flotantes	282
5.5.3. Soporte de los nodos	282
5.5.4. Comparación de resultados	288
5.5.5. Resultados de las diferentes medidas de soporte	289
<b>5.6. DIAGNOSIS DE LOS NODOS DE INTERÉS PRESENTES EN EL CONSENSO ESTRICTO</b>	<b>292</b>
<b>5.7. EVOLUCIÓN DE CARACTERES</b>	<b>304</b>
<b>5.8 DEFINICIÓN DE PACHYCORMIFORMES</b>	<b>312</b>
<b>5.9 DEFINICIÓN DE LOS ASPIDORHYNCHIFORMES</b>	<b>315</b>
<b>CAPÍTULO 6: BIOGEOGRAFÍA</b>	<b>317</b>
<b>.1 INTRODUCCIÓN</b>	<b>318</b>
Homología biogeográfica	320
<b>6.2 PALEOBIOGEOGRAFÍA DE GONDWANA DURANTE EL MESOZOICO-PALEÓGENO.</b>	<b>320</b>
6.2.1 Gondwana en tiempos pangeicos	320
6.2.2 Desmembramiento de Pangea	321
6.2.3 Desmembramiento de Gondwana	322
<b>6.3 DISTRIBUCIÓN PALEOBIOGEOGRÁFICA DE LOS ASPIDORHYNCHIFORMES</b>	<b>322</b>
<b>6.4 DISTRIBUCIÓN PALEOBIOGEOGRÁFICA DE LOS PACHYCORMIFORMES</b>	<b>324</b>
<b>6.5 PATRONES DE DISTRIBUCIÓN</b>	<b>327</b>
6.5.1 Aspidorhynchiiformes	327

<b>6.5.2 Pachycormiformes</b>	<b>329</b>
<b>6.6 RUTAS DE DISPERSIÓN</b>	<b>330</b>
<b>6.7 PALEOCLIMA</b>	<b>334</b>
<b>6.7.1 Paleoclima en el Jurásico</b>	<b>335</b>
<b>CAPÍTULO 7: CONCLUSIONES</b>	<b>336</b>
<b>7.1. CONCLUSIONES</b>	<b>337</b>
<b>Sistemáticos-</b>	<b>337</b>
<b>Análisis Filogenético-</b>	<b>340</b>
<b>Estratigráficos-</b>	<b>341</b>
<b>Biogeográficos-</b>	<b>342</b>
<b>Análisis tafonómico-</b>	<b>343</b>
<b>Perspectivas futuras-</b>	<b>344</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>346</b>

## Resumen

La presente tesis doctoral constituye una contribución al conocimiento de la ictiofauna marina del Jurásico de la Cuenca Neuquina de Argentina. Teniendo en cuenta que el Jurásico representa un momento crucial en la historia de los peces óseos y cartilagosos, ya que durante este período comienzan a delinearse los grandes taxones que actualmente dominan los mares y ríos, resulta de sumo interés su estudio.

Las asociaciones de peces fósiles marinos jurásicos mejor conocidas se encuentran en Europa. Contrariamente, los peces marinos del Jurásico del Hemisferio Sur, con la excepción de los peces del Oxfordiano de Chile, son pobremente conocidos. En Argentina las principales localidades jurásicas portadoras de peces marinos se encuentran en las provincias de Mendoza y Neuquén en sedimentos de la Formación Vaca Muerta (hallándose además en sedimentitas de la Fm. Picún Leufú); en esta unidad los peces constituyen el grupo de vertebrados más abundante y diverso. Los primeros hallazgos fueron primariamente estudiados por Dolgopol de Sáez quien identificó numerosas especies nuevas basándose en materiales en general fragmentarios.

El material estudiado en esta tesis se encuentra depositado en las colecciones de los museos "Dr. Prof. Juan Augusto Olsacher" de Zapala, Neuquén (colección Paleovertebrados [MOZ-Pv]) y Museo de La Plata, Buenos Aires (colección de la División Paleontología de Vertebrados [MLP]). Estos materiales principalmente proceden de los yacimientos jurásicos de Neuquén, de los cuales, las calizas litográficas del Miembro Los Catutos y las concreciones de la localidad Cerro Lotena son particularmente informativas. Parte del material allí colectado fue citado y figurado previamente en algunas publicaciones, aunque no fue descripto en detalle.

La preservación general de los materiales es buena, encontrándose incluso ejemplares en tres dimensiones. Los taxones jurásicos identificados con anterioridad al desarrollo de esta tesis corresponden a condriictios: Batomorphii indet. e Hybodontidae indet. así como numerosos osteictios: Semionotiformes, Pachycormiformes, Aspidorhynchiformes, Teleostei *sensu stricto* y posibles Coelacanthiformes. Todos estos grandes grupos se encuentran presentes en algunas localidades de las calizas de Solnhofen (Kimmeridgiano-Titoniano) de Alemania y las calizas de Cerin (Kimmeridgiano) de Francia, en donde las faunas tetianas están bien representadas.

En síntesis, se puede afirmar que al comienzo de la presente tesis doctoral, la situación de la ictiofauna del Jurásico marino de Argentina se encontraba en una etapa temprana de desarrollo, faltando el estudio detallado de las formas previamente descritas así como de

las nuevas formas halladas. Una excepción la constituyen los condriktios.

Con este panorama en vista y teniendo en cuenta que el Jurásico es un momento crucial para la comprensión de la fauna actual y que los peces de esa antigüedad son pobremente conocidos fuera de Europa, se planteó como objetivo principal la descripción anatómica detallada y comparativa de las formas presentes en el Jurásico marino de Argentina. Dada la abundancia y calidad de preservación de los ejemplares de los Órdenes Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes, éstos fueron seleccionados como objeto de estudio.

Además, se planteó analizar los patrones biogeográficos de estos dos grupos de peces, hipotetizando sobre las posibles rutas de migración/dispersión utilizadas.

Para cumplir con los objetivos propuestos se ha realizado un estudio sistemático, anatómico, descriptivo de los Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes del Jurásico de Argentina integrándolo con estudios comparativos de los peces del Jurásico de Europa (Haleocomorphii, Pachycormiformes, Aspidorhynchiformes, Semionotiformes, Teleostei).

De los resultados de este trabajo de tesis surgen: la redescrición de ejemplares tipo (*Notodectes argentinus* Dolgopol de Saez y *Pholidophorus argentinus* Dolgopol de Saez) y su reasignación taxonómica. *Notodectes argentinus* es asignado aquí al Orden Pachycormiformes (aceptando la hipótesis previa de Cione y Pereira [1990]) ya que comparte muchas de las características de este grupo (i.e. presencia de fuertes dientes cónicos estriados, dermoesfenótico cerrando el borde dorsal de la órbita, ausencia de supraorbitales, parietales de gran desarrollo, hiomandibular inclinado fuertemente hacia atrás, anillo esclerótico compuesto por una sola pieza, supramaxilar ubicado en el ángulo postero-dorsal del maxilar).

*Pholidophorus argentinus* es asignado aquí al Orden Aspidorhynchiformes por presentar escamas de morfología similar a las presentes en los aspidorrínquidos, similitud en la disposición y forma de los fulcros marginales (=fringing fulcra) así como por presentar escamas rectangulares más altas que anchas típicas de los representantes de este orden.

A estas redescriciones se suman: la descripción de dos nuevas especies de Aspidorhynchiformes del género *Belonostomus*. Ambas especies se incluyen en el género *Belonostomus* por presentar un rostro elongado, mandíbula inferior que tiene igual o casi igual longitud que la mandíbula superior y tres hileras de escamas en los flancos, de las cuales, la hilera central (de la línea lateral) posee escamas más desarrolladas que la inmediatamente superior e inferior. Dentro del Orden Pachycormiformes se presenta la diagnosis del género *Notodectes* y la descripción de dos nuevos géneros y especies (Pachycormiformes gen. et sp. nov A y B). La descripción, por primera vez en Argentina de



ejemplares asignables al clado de los paquicórmidos edéntulos y la descripción de numerosos restos que sólo pudieron ser asignados a la familia Pachycormidae.

Partiendo de estas descripciones y tomando como base una matriz de datos previamente publicada. Se construyó una nueva matriz de datos de 49 taxones por 152 caracteres que fue utilizada en el análisis filogenético. El objetivo principal del análisis filogenético fue dilucidar la posición de los paquicórmidos y aspidorrínquidos en el contexto de los neopterigios; analizando además las relaciones entre los distintos taxones que componen cada clado. Se realizaron dos corridas una con 12 caracteres ordenados y otra con todos los caracteres desordenados. El consenso resultante de ambas hipótesis ubica a Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes en un clado como grupos hermanos, el cual está soportado por 4 caracteres uno de los cuales es homoplásico mientras los otros tres son caracteres derivados únicos. El primer análisis (con caracteres ordenados), resultó en 64 árboles igualmente parsimoniosos de 427 pasos. En el consenso estricto del análisis se obtuvo una politomía de grado tres entre teleósteos, holósoteos y el clado (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes) que está soportada por 6 caracteres homoplásicos. El segundo análisis (con caracteres desordenados) resultó en 378 árboles de 421 pasos. El consenso estricto de los árboles hallados resultó en que el clado (Aspidorhynchiformes, Pachycormiformes) estaría vinculado filogenéticamente con los holósoteos no con los teleósteos.

Los resultados del análisis de las topologías más parsimoniosas sugieren que: Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes son grupos monofiléticos. Por otro lado, el clado (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes) no tiene una posición resuelta respecto de los Teleostei y/u Holostei con lo cual se los considera *Neopterygii incertae sedis*. Las relaciones entre los miembros del Orden Pachycormiformes no están fuertemente soportadas y la posición del Pachycormiformes gen. et sp. nov. B dentro del clado de los paquicórmidos edéntulos queda sin resolver debido principalmente a que, por conocerse sólo una aleta caudal, hay un gran número de entradas faltantes. El análisis muestra que tanto *Notodectes argentinus* como Pachycormiformes gen. et sp. nov. A no son grupos hermanos entre sí. Con lo cual son considerados aquí géneros diferentes. *Notodectes argentinus* está soportado por dos caracteres homoplásicos (hilera simple de dientes y ornamentación de los huesos dérmicos del cráneo compuesta por estrías y tubérculos relativamente bien desarrollados), Pachycormiformes gen. et sp. nov. A está soportado por dos caracteres homoplásicos (presencia de complejo temporal de desarrollo incipiente y placa hipural oval). Asimismo el análisis muestra que Pachycormiformes gen. et sp. nov. B se encuentra en un nodo diferente al que agrupa a los paquicórmidos edéntulos no

encontrándose sinapomorfías para el género. Probablemente esto se deba a que es un material bastante incompleto (sólo una aleta caudal). Sin embargo, la morfología de los radios permiten asignarlo al grupo de los paquicórmidos edéntulos, al menos provisoriamente.

El análisis filogenético refuerza la hipótesis de que *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A, *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. B y *Notodectes argentinus* no serían representantes de ninguno de los géneros de paquicórmidos previamente descritos. En la hipótesis filogenética que surge del análisis de la matriz con el set completo de datos, se observó que los paquicórmidos argentinos no tienen una posición resuelta en el cladograma. Sin embargo, *Notodectes argentinus* y *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A tienen una posición más basal que *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. B; posición que es corroborada luego de eliminar los taxones inestables (sugeridos por el script de TNT IterPCR). Los taxones *Notodectes argentinus* y *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A se ubican basalmente al clado compuesto por (*Pesudoasthenocormus* + (*Orthocormus*) + (*Protosphyraena*, *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. B, *Australopachycormus*) + (*Bonnerichthys*, *Asthenocormus*, *Martillichthys*, *Leedsichthys*)).

Por otro lado, la monofilia de los *Aspidorhynchiformes* queda fuertemente soportada y las relaciones entre los distintos miembros que componen el grupo quedan también fuertemente soportadas. Las relaciones filogenéticas entre los miembros del Orden *Aspidorhynchiformes* quedan esbozadas aquí conforme a lo que fuera establecido en la hipótesis previa de Arratia (1999). Esto es: *Vinctifer* como grupo hermano del clado compuesto por *Belonostomus* y *Aspidorhynchus*. Sin embargo, *Aspidorhynchus sanzenbacheri* tiene una posición basal y se encuentra en un nodo diferente al de *A. acutirostris* con lo cual podría representar un género diferente. El carácter que soporta a esta especie es la ausencia de ganoina que es un carácter compartido con *A. acutirostris* con lo cual nuevos caracteres son necesarios para dilucidar la posición de este taxón. Asimismo, los nuevos ejemplares alemanes hallados en las calizas litográficas de Ettling, y que son designados en esta tesis como cf. *Belonostomus* sp., representarían el grupo hermano de las especies argentinas (*Belonostomus* nov. sp. A y B). La especie alemana cf. *Belonostomus* sp. está soportada por un carácter homoplásico (presencia de interopérculo). El clado que reúne a las dos especies argentinas del género *Belonostomus* está soportado por dos sinapomorfías (ausencia de canal accesorio en el preopérculo, presencia de preopérculo en L). Teniendo en cuenta el análisis filogenético se enmendaron las diagnósis de los Órdenes *Aspidorhynchiformes* y *Pachycormiformes* de acuerdo a las sinapomorfías halladas. Se enunciaron además los caracteres sinapomórficos que estarían

soportando la monofilia de *Belonostomus* (un carácter homoplásico [canal preopercular simple] y dos caracteres derivados únicos [presencia de predentario muy grande y dos hileras de escamas de los flancos de tamaño similar entre sí]). Se enunciaron las sinapomorfías del clado compuesto por *Vinctifer comptoni* (Agassiz) y *Richmondichthys sweeti* (Etheridge y Woodward). Se enunciaron las sinapomorfías los paquicórmidos argentinos (*Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A. y *Notodectes argentinus*). Se brinda la diagnosis, basada en caracteres sinapomórficos, del clado compuesto por los paquicórmidos edéntulos. Se analizaron y discutieron caracteres de relevancia filogenética.

Por otro lado, el estudio de la ictiofauna presente en sedimentos jurásicos de la Cuenca Neuquina demuestra una riqueza y calidad notable, lo que incentiva a un mayor trabajo de campo con el fin de explotar al máximo posible los sedimentos portadores. En cuanto al ambiente y hábitos ecológicos de los peces estudiados se concluye que en los sedimentos marinos jurásicos de la Cuenca Neuquina, el Orden *Pachycormiformes* está representado tanto por taxones filtradores de gran tamaño, nadadores pasivos de aguas abiertas así como también por formas de tamaño mediano, ictiófagas y nadadoras activas en aguas pelágicas o costeras. Asimismo, los *Aspidorhynchiformes* están representados por formas ictiófagas de pequeño a gran tamaño, nadadoras activas en aguas principalmente en aguas costeras.

El análisis filogenético de los peces presentes en sedimentitas jurásicas de Argentina demuestra que, al menos para los paquicórmidos, la Cuenca Neuquina representó un área de diversificación taxonómica y morfológica (encontrándose tres nuevos géneros de paquicórmidos y restos de *Pachycormiformes* indeterminados). La interpretación de la Cuenca Neuquina como centro de origen y diversificación de peces podría estar vinculado con la profundidad y temperatura del agua durante el Jurásico Tardío. Este resultado es innovador y de suma importancia ya que tradicionalmente se interpretaba sólo como área de diversificación al Hemisferio Norte y para el caso particular de estos peces a Europa. Los resultados de esta tesis representan un nuevo argumento de que el extremo sur de América del Sur fue importante en la diversificación de ciertos clados de peces durante el Mesozoico, tal como ocurre con los *Crossognathiformes* del Oxfordiano del Paleo-Pacífico (norte de Chile).

De acuerdo con la distribución de los taxones observada en el cladograma, la conexión del Paleo-Pacífico con el Tethys es una posibilidad para la dispersión de las formas. Además tanto *Pachycormiformes* como *Aspidorhynchiformes* se encontraban presentes en Argentina, Cuba y Europa durante el Jurásico Tardío. Partiendo del estudio de los patrones

de distribución observados en los peces se concluye que habrían utilizado principalmente el Corredor Hispánico como ruta de dispersión y/o migración, aunque algunas formas podrían haber utilizado también el Corredor o pasaje Transeritreo.

Del análisis tafonómico de los peces presentes en las calizas litográficas del Miembro Los Catutos de la Formación Vaca Muerta de Argentina se desprende que las formas predominantes corresponden a representantes de los Órdenes Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes, encontrándose también Semionotiformes, cf. "Pholidophoriformes" y Teleostei. Los peces se habrían depositado en ambiente abierto, disaeróbico, con buen aporte de carbonato debido a la presencia de aguas superficiales oxigenadas. El sepultamiento habría sido rápido en un fondo oceánico cuyo contenido en oxígeno disuelto por litro era de aproximadamente 0,1-1 ml (disaeróbico) o bien carente de oxígeno disuelto (anóxico) y hostil lo que inhibió la presencia de organismos carroñeros.

## Abstract

The present doctoral dissertation constitutes a contribution to the knowledge of the Jurassic marine ichthyofauna of the Neuquén Basin of Argentina. Taking into account that the Jurassic is a crucial moment in the history of bony and cartilaginous fishes because then were developed the major taxa that currently dominate seas and rivers, it is of great interest the study of a rich and relatively poorly known Jurassic marine ichthyofauna.

The best known marine Jurassic fish assemblages are those from Europe. On the contrary, Jurassic marine fishes of the Southern Hemisphere, with the exception of the fishes from the Oxfordian of Chile, are poorly known. In Argentina the main localities bearing Jurassic marine fishes are in the Mendoza and Neuquén Provinces, in sediments of the Vaca Muerta Formation (being also registered in sediments of Picún Leufú Formation); where they constitute the most abundant and diverse group of vertebrates. First findings were primarily studied by Dolgopol de Saez who identified numerous species based mostly on fragmentary material.

The material studied herein is deposited in the collections of the museums “Dr. Prof. Juan Olsacher” from Zapala, Neuquén Province (Paleovertebrate Collection [MOZ-Pv]) and Museo de La Plata, Buenos Aires Province (Paleovertebrate Division Collection [MLP]). These collections mainly come from the Jurassic deposits of Neuquén, among which, the lithographic limestones of the Los Catutos Member and the concretions of the Cerro Lotena locality are particularly informative. Some of the material collected there was preliminarily cited and figured in several publications, although not described in detail.

Preservation of the material is generally good, including specimens in three dimensions. Jurassic taxa identified prior to the development of this dissertation correspond to chondrichthyans: Batomorphii indet. and Hybodontidae indet. and several osteichthyans: Semionotiformes, Pachycormiformes, Aspidorhynchiformes, Teleostei *sensu stricto* and possibly Coelacanthiformes. All these major groups are also present in some localities of the Solnhofen Limestone (Kimmeridgian-Tithonian) of Germany and Cerin Limestone (Kimmeridgian) of France, where Tethyan faunas are well represented.

In summary, we can state that at the beginning of this dissertation, the status of Jurassic marine ichthyofauna of Argentina was in an early stage of development, lacking the detailed study of the specimens previously described as well as the new forms found. An exception are the chondrichthyans.

With this background, and considering that the Jurassic is a crucial moment for the understanding of the current fauna and that the fishes of that age are poorly known



outside Europe, the detailed anatomical and comparative description of the marine Jurassic fishes of Argentina was proposed as a main goal. Given the abundance and quality of preservation of the specimens of the orders Aspidorhynchiformes and Pachycormiformes, they were selected as study subject.

Additionally, biogeographic patterns of these groups of fishes were studied, discussing possible migration/dispersion routes. It was also proposed to verify if the fishes of the Neuquén Basin were endemic and if this part of South America was a key area relative to the taxonomic and morphologic diversification of fishes during the Jurassic. Also it was proposed to analyze the environments in which the fishes inhabited in this area.

These objectives were carried out by integration of systematic, anatomical, and descriptive study of the Argentinian Jurassic fishes with those of the European Jurassic (Halecomorphii, Pachycormiformes, Aspidorhynchiformes, Semionotiformes, Teleostei).

Results of this dissertation are: the redescription of type specimens (*Notodectes argentinus* Dolgopolev de Saez y *Pholidophorus argentinus* Dolgopolev de Saez) and their taxonomic reassignment. *Notodectes argentinus* is assigned here to the Order Pachycormiformes (accepting previous hypothesis of Cione and Pereira [1990]) because it shares many of the features of this group (i.e. presence of strong conical striated teeth, dermosphenotic closing the dorsal margin of the orbit, absence of supraorbitals, greatly developed parietals, strongly backward inclined hyomandibula, sclerotic ring comprising a single piece, supramaxillary in the posterodorsal angle of the jaw).

*Pholidophorus argentinus* is assigned here to the Order Aspidorhynchiformes for presenting similar scales, similar arrangement and shape of the fringing fulcra, rectangular higher than wide scales, all typical characters of this order.

Additionally to these redescriptions, are the descriptions of two new species of Aspidorhynchiformes of the genus *Belonostomus*. Both species are assigned to the genus *Belonostomus* for presenting elongated rostrum, lower jaw of the same or almost the same length as the upper jaw, three rows of scales on the flanks, of which the middle row (the lateral line row) has more developed scales than the immediately above and below. Within the Order Pachycormiformes, the diagnosis of the genus *Notodectes* is presented, and the description of two new genera and species (Pachycormiformes gen. et sp. nov A y B). For the first time in Argentina, edentulous pachycormids are described, and numerous remains that could only be assigned to the family Pachycormidae are also described.

Based on these descriptions and a published data matrix, a new data matrix of 49 taxa by 152 characters was built and used in the phylogenetic analysis. The goal of this analysis was to elucidate the position of the aspidorhynchids and pachycormids in the context of

the neopterigians as well as analyze the relationships between the different taxa that comprise each clade. Two analyses were performed, one with 12 ordered characters, and the other with all characters considered unordered. The obtained consensus of both analyses place Pachycormiformes and Aspidorhynchiformes in a clade as sister groups which is supported by 4 characters, one of which is homoplastic, while the other three are unique derived characters. The first analysis (with ordered characters) resulted in 64 most parsimonious trees of 427 steps. In the strict consensus (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes) form a degree 3 polytomy with Holostei and Teleostei, supported by 6 homoplastic characters. The second analysis (with unordered characters) resulted in 378 most parsimonious trees of 421 steps. The strict consensus resulted in a topology where the clade (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes) is more related with the Holostei, and not with the Teleostei.

The analysis of most parsimonious topologies suggest that: Aspidorhynchiformes and Pachycormiformes are monophyletic groups. Moreover, the clade (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes) do not have a resolved position respect to Teleostei and/or Holostei thereby they are considered *Neopterygii incertae sedis*. The relationships between members of the order Pachycormiformes are not strongly supported and the position of Pachycormiformes gen. et sp. nov. B within the edentulous pachycormids clade remains unresolved mainly because there are large number of missing data. The analysis shows that *Notodectes argentinus* and Pachycormiformes gen. et sp. nov. A are not sister groups, thereby are considered separate genera. *Notodectes argentinus* is supported by two homoplastic characters (single tooth row and ornamentation of dermic skull roof composed by relatively well developed ridges and tubercles), Pachycormiformes gen. et sp. nov. A is supported by two homoplastic characters (presence of temporal complex and oval hypural plate). The analysis shows that Pachycormiformes gen. et sp. nov. B is placed in a different node than the one which groups the edentulous pachycormids, not showing synapomorphies for the genus. Possibly this is due to the incompleteness of the material (isolated caudal fin). However the morphology of the fin rays allows to assign it to the edentulous pachycormids, at least provisionally.

The phylogenetic analysis reinforces the hypothesis that Pachycormiformes gen. et sp. nov. A , Pachycormiformes gen. et sp. nov. B and *Notodectes argentinus* are not representatives of none of previously described pachycormid genera. In the phylogenetic hypothesis that arise from the analysis of the complete data set, is observed that the argentinian pachycormids have not a resolved position in the cladogram. However, *Notodectes argentinus* y Pachycormiformes gen. et sp. nov. A have a more basal position in

the cladogram than Pachycormiformes gen. et sp. Nov. B; which is corroborated after eliminating unstable taxa (suggested by the Iter PCR TNT script). *Notodectes argentinus* and Pachycormiformes gen. et sp. nov. A are basal to the clade that comprises (*Pesudoasthenocormus* + (*Orthocormus*) + (*Protosphyraena*, Pachycormiformes gen. et sp. nov. B, *Australopachycormus*) + (*Bonnerichthys*, *Asthenocormus*, *Martillichthys*, *Leedsichthys*)).

On the other hand, monophyly of Aspidorhynchiformes is strongly supported and the relationships between the members of the group are strongly supported as well. The phylogenetic relationships between members of the Order Aspidorhynchiformes here presented are consistent with the previously established by the hypothesis of Arratia (1999). This is: *Vinctifer* as sister group of the clade composed by *Belonostomus* and *Aspidorhynchus*. However, *Aspidorhynchus sanzenbacheri* has a basal position and is in a different node than *A. acutirostris* thereby could represent a different genus. The character that support this species is the absence of ganoin in the scales, which is a character shared with *A. acutirostris*, so new characters are needed to elucidate the position of this taxon.

Also, the new specimens from Ettling lithographic limestones, designated in this dissertation as cf. *Belonostomus* sp., could represent the sister group of the argentinian species (*Belonostomus* nov. sp. A and B). The german species cf. *Belonostomus* sp. is supported by one homoplastic character (presence of interoperculum). The clade that contains both argentinian species of the genus *Belonostomus* is supported by two synapomorphies (absence of accessory canal on preoperculum, L-shaped preoperculum). Taking into account the phylogenetic analysis the diagnoses of the orders Aspidorhynchiformes and Pachycormiformes were emended according to the obtained synapomorphies. Moreover, synapomorphic characters supporting the monophyly of *Belonostomus* were enunciated (a homoplastic character: simple preopercular canal; and two unique derived characters: presence of a large preopercular and two rows of flank scales of similar size). Synapomorphies of the clade composed by *Vinctifer comptoni* (Agassiz) y *Richmondichthys sweeti* (Etheridge y Woodward) were enunciated. Synapomorphies of argentinian pachycormids (Pachycormiformes gen. et sp. nov. A and *Notodectes argentinus*) were enunciated. A diagnosis based on synapomorphic characters of the clade composed by the edentulous pachycormids was given. Characters of phylogenetic relevance were analyzed and discussed.

Furthermore, the study of the ichthyofauna present in Jurassic sediments of the Neuquen Basin demonstrates a remarkable diversity and quality, which encourages more fieldwork in order to exploit the full potential of the bearing sediments. For the environment and

ecological habits of the studied fishes it is concluded that in Jurassic marine sediments of the Neuquen Basin, Pachycormiformes are represented by large open waters filter-feeding, passive swimmers taxa, as well as forms of medium size, predators, ichthyophagous and active swimmers in pelagic or coastal waters. Aspidorhynchiformes are represented by ichthyophagous forms of small to large size, active swimmers inhabiting mainly in coastal waters.

The phylogenetic analysis of the fishes present in jurassic sediments of Argentina shows that, at least for the pachycormids, the Neuquén Basin represented an area of taxonomical and morphological diversification (with three new genera of Pachycormidae and several indetermined remains of Pachycormiformes). The interpretation of the Neuquén Basin as a centre of origen and diversification of fishes could be related with depth and temperature of the water during the Late Jurassic. This result is innovative and of vital importance because the Northern Hemisphere was traditionally interpreted as a diversification area, and specially Europe for this group of fishes. The results of this dissertation represent a new argument that the southern portion of South America was important in the diversification of certain clades of fishes during the Mesozoic, as occurs with the Crossognathiformes from the Oxfordian of the Paleo-Pacific (north of Chile).

According with the distribution of taxa observed in the cladogram, the conection of the Paleo-Pacific with Tethys is a possibility for the dispersion of the forms. Moreover both Pachycormiformes and Aspidorhynchiformes were present in Argentina, Cuba and Europe during the Late Jurassic. Based on the study of the observed patterns of distribution of these fishes, it is concluded that they would have used the Hispanic Corridor as the main dispersion/migration route, and some forms may have also used the Trans-Erythrean Corridor.

The taphonomic analysis of fishes present in the lithographic limestones of the Los Catutos Member of Vaca Muerta Formation from Argentina shows that the dominant forms are representatives of the orders Pachycormiformes and Aspidorhynchiformes, being also found Semionotiformes, cf. "Pholidophoriformes" and Teleostei. Those fishes would have been deposited in an open environment, disaerobic, with good carbonate supply due to the presence of oxygenated surface waters. The burial was fast in an ocean bottom which oxygen content per liter was aproximately 0,1–1 ml (disaerobic) or without dissolved oxygen (anoxic) and hostile, which inhibited the presence of scavengers organisms.

---

## Capítulo 1

---



# INTRODUCCIÓN

"y apareció un océano con un barco particular para él  
y Max se marchó navegando a través del día y de la noche  
entrando y saliendo por las semanas  
saltándose casi un año  
hasta llegar a donde viven los monstruos" - Maurice Sandak – *Donde viven los Monstruos*

"only those who will risk going too far can possibly find out how far one can go" - T.S Elliot

## 1.1. Introducción

El Jurásico representa un momento muy importante en la evolución de los peces ya que en este período ocurrieron dos de las radiaciones más importantes, a saber: la de los Neoselachii y la de los Teleostei (Cione 1999, Arratia 1997, 1999 entre otros), representando un momento de diversificación y origen de muchos de los grupos que conocemos actualmente. Las radiaciones de los Teleostei durante el Jurásico fueron estudiadas en detalle por Arratia (2004). Entre los Neopterygii, los “Halecostomi” (*sensu* Grande 2010), se encuentran representados en el Mesozoico por los siguientes grupos: Semionotiformes, Ionoscopiformes, Pachycormiformes, Aspidorhynchiformes y Pycnodontiformes, estos últimos también con registros más modernos (Eoceno) (López-Arbarello *et al.* 2008). Los Sarcopterygii basales (pisciformes) fueron importantes en el Paleozoico pero en el Mesozoico su diversidad disminuye acusadamente (Schultze 2004; López-Arbarello *et al.* 2008); actualmente sólo están representados por Actinistia (*Latimeria*) y Dipnoi (*Neoceratodus*, *Protopterus* y *Lepidosiren*).

Por razones históricas, la mayor parte de los estudios sobre ictiofaunas marinas jurásicas fueron hechos en el Hemisferio Norte, con materiales obtenidos en varias localidades y condados principalmente de Europa [p. ej., Ain y Cerin (Francia) (véase por ejemplo Saint-Seine 1949, Wagner 1860b, Wenz 1968); Solnhofen, Kelheim, Blumemberg y Eichstätt (Alemania) (véase por ejemplo Wagner 1860a, Weitzel 1930, Lambers 1992); Cambridgeshire, Oxfordshire (Inglaterra) (véase por ejemplo Leeds 1956, Liston 2010)]. En algunos de estos sitios, los ejemplares hallados están exquisitamente preservados (Cerin, Solnhofen y Ettling).

Durante el Jurásico Temprano (Toarciano), el Proto-Pacífico habría estado conectado con el Tethys europeo por medio del Corredor Hispánico permitiendo así la migración y/o dispersión de diversos organismos (vertebrados e invertebrados) entre ambos mares (véase por ejemplo: Damborenea 2002, Gasparini y Fernández 2005). Sin embargo, en lo referente a la ictiofauna, el Jurásico marino del Hemisferio Sur, no ha sido objeto de estudios detallados, a excepción de los peces del Jurásico Superior (Oxfordiano) de Chile, estudiados

principalmente por Gloria Arratia (véase por ejemplo Arratia *et al.* 1975). Los estudios realizados sobre la ictiofauna jurásica chilena revisten importancia tanto desde el punto filogenético como del evolutivo. Un ejemplo de la importancia se ve plasmada en la descripción y diagnóstico de una familia de teleósteos endémicos de Chile, los varasíctidos los que conjuntamente con *Chongichthys* conforman el Orden Crossognathiformes (Arratia 2008b).

Cabe resaltar entonces que el estudio de la ictiofauna marina jurásica de Gondwana se limita a los detallados estudios realizados en Chile y en menor medida en Argentina (p. ej., Cione *et al.* 1987), Cuba (p. ej., Gregory 1923, Brito 1997) y Antártida (p. ej., Richter y Thomson 1989, Arratia y Hikuroa 2010).

En Argentina, la ictiofauna marina jurásica se encuentra representada en varias localidades de las provincias de Mendoza y Neuquén (Figura 1.1), todas ellas ubicadas dentro de la Cuenca Neuquina, principalmente en dos formaciones: Vaca Muerta y Picún Leufú (Dolgopol de Saez 1939, 1940a-b, Cione *et al.* 1987, Cione y Pereira 1990, Leanza y Zeiss 1990, Arratia y Cione 1996, Gouiric-Cavalli y Cione 2011, Gouiric-Cavalli y Cione en prensa, Gouiric-Cavalli *et al.* 2011). Los peces fósiles extraídos de dichas localidades fueron estudiados preliminarmente por Dolgopol de Saez (1939, 1940 a-b, 1949). Esta autora designó numerosas especies (basadas en escaso material), las cuales asignó a distintos taxones de rango superior: Ichthyodectiformes: *Notodectes argentinus* (Figura 1.2A), Pholidoforiformes: *Pholidophorus argentinus* (Figura 1.2.B), Coelacanthidae: *Bunoderma baini* (Figuras 1.2C-D), Leptolepidae: *Leptolepis argentinus* (Figura 1.2E), *L. australis* (Figura 1.2F) y *L. patagonicus* (Figuras 1.2G-I).

Posteriormente, Cione y Pereira (1990) revisaron y reestudiaron los ejemplares, determinando que: *Notodectes argentinus* no sería un ictiodectiforme sino un paquicormiforme, *Pholidophorus argentinus* no representaría un folidoforiforme sino que sería un Halecostomi indet., mas aún representaría un *nomen dubium* ya que no presenta caracteres que permitan asignarlo a algún grupo en particular. *Bunoderma baini* no sería un Coleacanthidae sino un Teleostei indet., *Leptolepis argentinus*, *L. australis* y *L. patagonicus*, fueron considerados por Cione y Pereira (1990) como *nomina dubia*.



La ictiofauna marina jurásica se vio enriquecida por los numerosos hallazgos provenientes de las calizas litográficas del Miembro Los Catutos de la Formación Vaca Muerta, en la comarca de Los Catutos muy cerca de la localidad de Zapala en la provincia del Neuquén (véase: Leanza 1973, Leanza y Zeiss 1990). Muchos de estos hallazgos fueron realizados por personal del Museo Provincial Dr. Prof. Juan A. Olsacher, dirigido por José I. Garate Zubillaga. Los hallazgos fueron numerosos en todos los grupos, invertebrados y vertebrados. Dentro de los invertebrados se destacan los amonites, aunque también en menor medida fueron hallados equinodermos, gastrópodos y bivalvos. Dentro de los vertebrados revisten gran importancia los reptiles marinos (Ichthyosauridae: *Ophtalmosaurus*, Pliosauridae: *Stretosaurus* Cocodrilos: *Metriorhynchus*) reportados por Fernández y de la Fuente (1988), Gasparini en Leanza y Zeiss (1990), Fernández y de la Fuente (1993), Fernández y de la Fuente (1994), Gasparini *et al.* (1997), Gasparini *et al.* (2007) entre otros. Pero fueron los peces los que se destacaron por su abundancia y relativamente buen estado de preservación. Se encontraron algunos taxones que nunca antes habían sido reportados para Argentina, motivo por el cual Cione *et al.* (1987) y Cione en Leanza y Zeiss (1990) hacen un breve reporte de la ictiofauna hasta ese entonces hallada (Figura 1.3). Los principales grupos listados y figurados son: teleósteos *Tharsis*-like (Figura 1.3.1) Halecomorphi: caturid-like (Figura 1.3.2), Pachycormidae indet. (Figura 1.3.3), Semionotidae: cf. *Lepidotes* (Figura 1.3.4), Aspidhorhynchidae cf. *Belonostomus* (Figura 1.3.5) y un posible Coelacanthidae (no figurado). Más tarde, Cione (1999) reporta el hallazgo por primera vez en el Jurásico marino de Argentina de un resto atribuido a un Bathomorphii indeterminado (Figura 1.4). Años más tarde, Cione *et al.* (2002) describen una espina de tiburón proveniente de la localidad de Cerro Lotena la cual es asignada a un tiburón Hybodontidae indeterminado.

En conclusión, el conocimiento sobre la ictiofauna marina jurásica de Argentina a comienzos del año 2000, podía resumirse como sigue: dos condriictios: Bathomorphii indet. e Hybodontidae indet., numerosos osteictios: Semionotiformes, Pachycormiformes, Aspidorhynchiformes, Teleostei *sensu stricto* (cf. Arratia 2004) y algunos posibles Coelacanthiformes (Gouiric-Cavalli y Cione 2011a). Todos estos grupos se encuentran presentes en las denominadas calizas



litográficas del Jurásico Tardío en las localidades de Solnhofen-Eichstätt (Kimmeridgiano-Titoniano) de Alemania y Cerin (Kimmeridgiano) de Francia, representantes de las faunas tetianas.

Con el descubrimiento de nuevas localidades fosilíferas y mediante el constante trabajo del personal del Museo Provincial Dr. Prof. Juan A. Olsacher de Zapala (actualmente a cargo del Lic. Alberto Garrido) y conjuntamente con personal del Servicio Geológico Provincial, la colección de peces fósiles de esa institución ha seguido enriqueciéndose, incluyendo ejemplares en muy buen estado de preservación, incluso en tres dimensiones; los mismos serán tratados en los capítulos 4 y 5 de esta tesis.

El objetivo principal de este trabajo de tesis es incrementar el conocimiento que se tiene actualmente sobre los peces marinos jurásicos de Gondwana como así también realizar aportes al conocimiento de la historia evolutiva de los distintos grupos presentes en la Cuenca Neuquina haciendo énfasis en los dos grupos mejor representados (i.e., Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes). Con este objetivo en mente se procederá a la descripción detallada de los ejemplares, comparándolos con formas europeas, se discutirán los patrones biogeográficos de los peces como así también los ambientes que habitaban y se explorarán brevemente sus hábitos ecológicos. Este trabajo representa el primer estudio complejo, sistemático y taxonómico de los peces marinos jurásicos de Argentina, mediante el cual se espera aportar nueva información referente a la posición filogenética de los dos principales grupos estudiados (Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes), contrastando teorías de relaciones previamente establecidas (véase: Brito 1997 y Arratia 1999).

Por otro lado, para el Jurásico se han postulado varios corredores que conectaban el Tethys europeo con el Proto-Pacífico. Los más importantes parecen ser el Corredor Hispánico y el canal o pasaje Transeritreo (Figura 1.5). Entre los vertebrados que podrían haber utilizado estos corredores, se encuentran peces (varasíctidos, crossognátidos, paquicórmidos, aspidorrínquidos e hybodóntidos) (véase: Arratia *et al.* 2004, Arratia 2008b, Cione *et al.* 2002) y reptiles (cocodrilos marinos) (p. ej., Gasparini *et al.* 2007). Sobre la base de esta información, en el presente trabajo se analizan las posibles rutas migratorias de los peces objeto de

estudio, y teniendo en cuenta que Arratia (2008b) y Arratia y Hikuroa (2010) propusieron dos centros de origen y diversificación para los teleósteos (uno en Europa y otro en Sudamérica) se intentará verificar si para la fauna objeto de estudio se corrobora dicha hipótesis y si alguno de los grupos presenta taxa endémicos.

## **1.2. La ictiofauna marina jurásica de Gondwana**

### **1.2.1 Introducción**

La historia evolutiva de la ictiofauna marina jurásica de Gondwana es poco conocida. Muchos estudios fueron y siguen desarrollándose en el Jurásico (Oxfordiano) de Chile (véase: Arratia 1981, 1982, 1984, 1986a-b, 1987a, 1994, 2008b, Arratia *et al.* 1975, entre otros). Mediante esos estudios se logró comprender, en gran medida, la historia evolutiva de los peces marinos del Jurásico chileno. Para ello se describieron varios taxones endémicos y se analizaron las relaciones filogenéticas y la historia biogeográfica de los peces (véase por ejemplo Arratia *et al.* 2004, Arratia 2008b).

#### *Principales localidades portadoras de peces jurásicos*

A continuación se detallan las distintas localidades jurásicas de Gondwana portadoras de peces (véase: Figura 1.6).

### **CHILE**

En Chile, la mayor parte de las localidades portadores de peces jurásicos se encuentran emplazadas en el sector norte del país en la región de Antofagasta. A continuación se detallan las distintas localidades conocidas hasta el momento y los peces hallados en ellas:

- **Quebrada Vaquillas Altas** (Sinemuriano temprano) - región de Antofagasta (25°19'S, 69°12'W): Proleptolépidos indeterminados; Actinistia: (Mawsoniidae). Para mayor información consúltese: Arratia (1994).

- **Quebrada La Carreta** (Sinemuriano) - región de Antofagasta (25°19'S, 69°12'W): Proleptolépidos indet. (Arratia y Cione 1996, Arratia y Schultze 1999).
- **Quebrada o Sierra del Profeta**, (Oxfordiano) - región de Antofagasta (24°45'S, 69°30'W): Teleostei: *Chongichthys dentatus*; varasíctidos: *Varasichthys ariasi*, *Domeykos profetaensis*, *Protoclupea atacamensis*, *Bobbichthys opercularis*, *Protoclupea chilensis*, *Protoclupea* sp.? "*Pholidophorus*" *domeykanus*, Pycnodontiformes indeterminados, Pachycormiformes indeterminados (Arratia 1994, Arratia y Cione 1996, Arratia y Schultze 1999).
- **Quebrada o Cerro del Sandón** (Oxfordiano-Kimmeridgiano temprano) - región de Antofagasta (25°15'S, 69°13'60"W): teleósteos indeterminados, picnodóntidos indeterminados, semionótidos: *Lepidotes* sp. (Arratia 1994, Arratia y Cione 1996, Arratia y Schultze 1999).
- **Quebrada San Pedro**, Caracoles (Oxfordiano) – región de Antofagasta, en el desierto de Atacama (22°91'S, 68°19'W): picnodóntidos indeterminados y posiblemente *Gyrodus* sp. (Arratia y Schultze 1999, Kriwet 2000).
- **Quebrada Corral**, (Formación Quehuita, Oxfordiano) – región de Antofagasta: paquicórmidos: *Leedsichthys notocetes* (Martill *et al.* 1999), *Leedsichthys* – like; halecóstomos: *Atacamichthys greeni* (Arratia y Schultze 1999, Liston 2006).
- **Cerritos Bayos** (Calloviano-Oxfordiano) – región de Antofagasta (21°30'S, 68°24'W): Semionotiformes: *Lepidotes* (Biese 1961, Arratia 1987, Arratia 1994), Pachycormiformes: restos aislados (escamas, huesos craneanos, aletas caudales) (Arratia 1987, Arratia 1994, Arratia y Cione 1996), *Pachycormus* (Biese 1961); Teleósteos: *Protoclupea* (Arratia y Schultze 1999).
- **Cajón de Vega Chica** (Titoniano) - cordillera principal: Davidson (1971) reportó restos de actinopterigios indeterminados, y restos asignados al género *Gyrolepidoides* sp.

- **Cajón del Fierro** (Titoniano) – cordillera principal: Davidson (1971) menciona la presencia de escamas de peces, las mismas son citadas como *Actinopterygii?* por Gasparini (1979)
- **Termas del Flaco** (Titoniano) – región del libertador General Bernardo O'Higgins (34°57'S, 70°25'60"W): paquirrizodóntidos indeterminados (restos de esqueleto caudal y un paraesfenoides incompleto) (Arratia y Cione 1996, Arratia y Schultze 1999).

### ANTÁRTIDA

En Antártida la ictiofauna marina jurásica se encuentra representada en las siguientes formaciones (véase: Figura 1.6):

- **Formación Ameghino** (=Nordenskjöld), Jurásico Superior. Se han reportado restos de aspidorrínquidos en dos localidades a saber:
  - a- **Isla James Ross** (64°16'66"S, 57°75'W): de donde provienen restos asignados a *Aspidorhynchus antarcticus* (Richter y Thomson 1989).
  - b- **Longing Gap** (64° 25'S, 58°57'W), donde se reportaron restos fragmentarios asignados por a *Aspidorhynchus* sp. por Richter y Thomson (1989) pero que posteriormente fueron asignados al género *Vinctifer* por Brito (1997). Posteriormente, Arratia *et al.* 2004 reportaron de la localidad Longing Gap restos de actinopterigios (familia indeterminada): *Ameghinichthys antarcticus*, *Aspidorhynchidae*: *Vinctifer* sp., *Ichthyodectiformes* (Allothrissopidae): *Antarctithrisspos australis*.
- **Grupo Latady** (Batoniano-Kimmeridgiano) – aflora al este de Tierra de Ellsworth y al sur de Black Cost en la península Antártica. Los peces provienen de dos localidades: Behrendt Mountains y localidad 1 (véase: Arratia y Hikuroa 2010 p. 1335). Se han hallado *Actinopterygii* indeterminados, *Teleostei*: *Leptolepidae* indet. y un *Teleostei* indet. (véase: Arratia y Hikuroa 2010).

## CUBA

La ictiofauna del Jurásico superior del oeste de Cuba proviene de las demoninadas *Jagua-limestones* (Oxfordiano) que se hallan emplazadas en la provincia de Pinar del Río (Figura 1.6). Los peces hallados corresponden a: Semionotiformes: *Lepidotes gloriae*; Pycnodontiformes: *Gyrodus macrophtalmus cubensis*; Halecostomi: *Caturus deani*; Teleósteos: *Luisichthys vinalensis* que fue incluido en la familia Varasichthyidae (Arratia y Schultze 1985); Pachycormiformes: *Hypsocormus leedsii*, *Eugnathides browni*, *Sauropsis? woodwardi*; “folidoforiformes”: “*Pholidophorus*”sp.; Aspidorhynchiformes: *Aspidorhynchus arawaki* (véase: Thies 1989, Richter y Thomson 1989, López-Arbarello *et al.* 2008).

## ÁFRICA

La ictiofauna marina del Jurásico de la República Democrática del Congo se encuentra representada en las siguientes localidades:

- **Estratos marinos de la Cuenca del Congo - Capas Stanleyville** –Zaire (hoy República Democrática del Congo), África central (Figura 1.6) (Aaleniano-Batoniano según Colin 1994; Jurásico tardío según Grekoff 1960 y Giresse 2005). Sus representantes son: Hybodontiformes: *Hybodus songaensis*; Coelacanthidae: *Lualabea henryi*, *L. lerichei*; Semionotidae: *Ophiopsis lepersonnei*, *Lepidotes congolensis*; Macosemiidae: *Macrosemius maeseni*; Neopterygii incertae sedis: *Songanella calida*, *Lombardia decorata*, *Signeuxella preumonti*; Teleostei incertae sedis: *Catervariolus hornemanni*, *C. passau*, *Ligulella sluysi*, *L. fourmarieri*, *Majokia brasseur*, *Paraclupavus cahieri*; Pleuropholidae: *Pleuropholis lannoyi*, *P. jamotti*, *Parapleuropholis olbrechtsi*, *P. koreni*, *Australopleuropholis lombardi*; Pholidophoridae: *Pholidophorus aequatorialis* (Murray 2000).
- **Estratos o capas Songa de Kisangani**, Túnez, norte de África (costa mediterranea), (Kimmeridgiano) (Figura 1.6), de donde se reportó *Paraclupavus caheni*, que fuera posteriormente referida al género *Leptolepis* por Taverne (2001).

- **Estratos marinos del oeste de África** (Kimmeridgiano) de donde se reportaron restos de Ichthyodectiformes: *Thrissops* (véase: Murray 2000).
- **Estratos marinos del interior de la Cuenca de Congo** (Capas de Stanleyville) de donde se reportaron restos asignados a Coelacanthiformes: *Mawsonia ubangiana*, Hybodontiformes: *Hybodus molimbaensis* (véase: Murray 2000).
- **Arcilita Mugher**, República Federal de Etiopía - noreste de África (Jurásico tardío-Cretácico), (Figura 1.6). Se reportaron Hybodontiformes: *Prioxybodus arambourgi*, *Hybodus* sp. y escamas de “*Rhinobatos*”: *Rhinobatos* (Murray 2000); Semionotiformes: escamas y dientes atribuidos a *Lepidotes*; Pycnodontiformes: dentición vomerina erróneamente atribuida a *Pycnodus* (Arratia *et al.* 2002).
- **Niveles marinos de la Fm. Tendaguru**, República Unida de Tanzania, este de África (niveles con *Nerinea* [Oxfordiano?], niveles con *Trigonia smeei* [Titoniano temprano] y niveles con *Trigonia scharzi* [Cretácico temprano]) considerados de edad Jurásico Tardío-Cretácico Temprano. Son portadores de la siguiente ictiofauna: Rajiformes: *Engaibatis schultzei*; Semionotiformes: *Lepidotes tendagurensis*; Teleósteos indet.: vértebras; Teleosteoromorpha incertae sedis: “Pholidorforiformes”-like (Arratia *et al.* 2002).

## ARGENTINA

Los primeros estudios realizados en las décadas del 30, 40 y comienzos de los 80 estuvieron a cargo de Weaver (1931), Dolgopol de Saez (1939, 1940 a-b, 1949), Rusconi (1946, 1948) y Aramayo (1981), quienes identificaron varias especies basándose en material incompleto. A continuación se detallan las localidades y especies halladas (con su denominación original).

1- **Arroyo Picún Leufú** (Ruta Nacional 40 donde cruza el Arroyo Picún Leufú [39°12'S, 70°03'W]), provincia del Neuquén: Pholidophoriformes: *Pholidophorus argentinus*; *Pholidophorus* sp. (Dolgopol de Saez 1939); Leptolepidae: *Leptolepis australis*; *Leptolepis dubius?*, *L. patagonicus* (Dolgopol

de Saez 1940a); Semionotiformes: *Lepidotes maximus* (Weaver 1931, Aramayo 1981, Cione y Pereira 1990); Coelacanthidae indet. (Dolgopol de Saez 1940b).

2- **Mina La Valenciana** (Casa Pincheira 35°54'S, 69°90'W), en el sector medio del Río Malargüe, provincial de Mendoza: Ichthyodectiformes: *Notodectes argentinus* (Dolgopol de Saez 1949); Chondrostei: ?*Platysomus pehuencoensis* (Rusconi 1946).

3- **Plaza Huincul**, (arenisca muscovítica bituminosa), provincia del Neuquén: Coelacanthiformes: *Bunoderma baini* (Dolgopol de Saez 1940b); Leptolepidae: *Leptolepis argentinus*; *Leptolepis patagonicus* (Dolgopol de Saez 1940a).

4- **Cerro Lotena**, provincia del Neuquén: Condrictios: Hybodontidae indet. (bosque petrificado, paraje La Amarga ubicado a 7km al sudoeste de Cerro Lotena aproximadamente 39°12'S, 69°42'W [véase: Cione *et al.* 2002]). Osteictios: Semionotiformes: *Lepidotes maximus* (escamas halladas en Cerro Lotena, aproximadamente 39°10'S, 69°39'W [Wagner en Weaver 1931]). Para mayor información véase: Cione y Pereira (1990).

5- **Arroyo Covunco** (aproximadamente 36°42'S, 70°40'W), provincia del Neuquén: Semionotiformes: *Lepidotes maximus* (Aramayo 1981).

### 1.3. Objetivos e hipótesis de trabajo

#### 1.3.1. Objetivo General.

El objetivo general de este trabajo es realizar aportes al conocimiento de los actinopterigios a través del estudio de la ictiofauna del Jurásico superior de la Cuenca Neuquina (prestando principal atención a los representantes de los Órdenes Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes), analizando las relaciones filogenéticas de los taxones y su distribución geográfica.

### **1.3.2. Objetivos particulares**

#### **A. Sistemáticos**

- 1- Describir detalladamente la morfología de los elementos esqueléticos identificando aquellos caracteres con valor sistemático.
- 2- Elaborar diagnosis de los ejemplares basadas en combinaciones únicas de caracteres. Interpretando si existen caracteres que puedan considerarse apomórficos para los taxones.
- 3- Determinar la validez de las especies previamente descriptas.
- 4- Redescribir las especies y géneros previamente erigidos en los casos en que sea necesario, enmendando las diagnosis previas si las hubiera.
- 5- Realizar un análisis cladístico de los taxones reconocidos para el Jurásico de la Cuenca Neuquina en el contexto sistemático de los neopterigios.

#### **B. Estratigráficos**

- 1- Determinar con la mayor precisión posible la procedencia geográfica y estratigráfica de los especímenes.
- 2- Explorar y explotar paleontológicamente la unidad titoniana más detalladamente, esto es llevando un estricto control estratigráfico.
- 3- Actualizar y ajustar los datos de procedencia estratigráfica de los taxones.
- 4- Establecer la composición ictiofaunística de la Formación Vaca Muerta.
- 5- Determinar y establecer los diferentes ambientes habitados por los peces en el área.

#### **D. Biogeográficos**

- 1- Analizar las relaciones biogeográficas de los peces jurásicos marinos de América del Sur en contexto con los patrones biogeográficos de otros vertebrados e invertebrados y la evolución geográfica global. En especial, sus relaciones con las bien conocidas ictiofaunas coetáneas tetianas europeas.
- 2- Establecer las posibles rutas de migración de los peces que habitaban la Cuenca Neuquina durante el Jurásico.
- 3- Establecer el grado de endemidad íctica de la Cuenca Neuquina.



### **1.4. Hipótesis**

Para cumplir con los objetivos planteados se proponen las siguientes hipótesis de trabajo:

- 1- Los peces jurásicos de la Cuenca Neuquina son filogenética y biogeográficamente afines a las formas del área tetiana europea coetánea.
- 2- Hay especies endémicas en la Cuenca Neuquina y las mismas son formas pequeñas.
- 3- Los especímenes fósiles permiten una aproximación adecuada a la diversidad íctica existente en el área durante el Jurásico Tardío.
- 4- La vinculación ictiogeográfica con Europa se estableció por la conexión oceánica existente en ese momento entre América del Norte y del Sur.
- 5- Los peces Pachycormiformes reúnen formas predadoras e ictiófagas como así también formas filtradoras.
- 6- Los Aspidorhynchiformes eran formas predadoras e ictiófagas.

---

## Capítulo 2

---

# MATERIAL Y MÉTODOS



## 2.1. Introducción

Para el desarrollo del siguiente trabajo de tesis doctoral se emplearon y describieron materiales osteológicos provenientes de varias localidades (Cerro Lotena, Cantera El Ministerio, Mina La Valenciana y el cruce de la ruta nacional 40 con el arroyo Picún Leufú) en las provincias de Neuquén y Mendoza. Todas las localidades son de edad jurásica tardía, más precisamente Titoniano, y pertenecen a las formaciones Vaca Muerta y Picún Leufú. Ambas están emplazadas dentro de la Cuenca Neuquina de Argentina. Los materiales estudiados no fueron colectados durante el desarrollo de esta tesis por el autor sino que forman parte de las colecciones de los museos “Prof. Dr. Juan Augusto Olsacher” (MOZ) de Zapala y la División Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata (MLP).

El material, en su mayoría fragmentario, consiste en cráneos, fragmentos de postcráneo, esqueletos y aletas caudales, y cinturas pectorales aisladas que en algunos casos poseen las aletas asociadas. Algunos ejemplares se preservaron completos pero desarticulados y con los huesos y escamas asociados. Sin embargo, hay especímenes que se encuentran preservados en tres dimensiones (cráneos de paucicórmidos y el extremo anterior del cuerpo de un aspidorrínquido). Todos los ejemplares preservados en tres dimensiones provienen de la localidad Cerro Lotena.

Los materiales de comparación provienen tanto de colecciones nacionales como extranjeras.

## 2.2. Listado de material estudiado

### 2.2.1. Pachycormiformes

*Notodectes argentinus*

**Holotipo de *Notodectes argentinus*. MLP 48-1-1-1**, cráneo incompleto con mandíbula parcialmente preservada, maxilar y frontales parcialmente preservados. Parte inferior del anillo esclerótico. Mesetmoides parcialmente preservado. Suspensorio y arco hiodeo parcialmente preservado representado por los hiomandibulares, parte de los ceratobranquiales y el metapterigoides izquierdo.

**Localidad y horizonte.** Casa Pincheira (35° 54'S, 69° 90'W), cerca de la Mina La Valenciana en la parte media del río Malargüe, Provincia de Mendoza, Titoniano, Jurásico Tardío.

Pachycormiformes gen. et sp. nov. A

**Holotipo de Pachycormiformes gen. et sp. nov. A: *MOZ-Pv 1160 a-b***, ejemplar parcialmente preservado. Cráneo con mandíbula superior y mandíbula inferior articuladas, huesos del techo del cráneo desplazados de la posición original, rostrodermoetmoides desplazado de la posición original, premaxilar desarticulado con una hilera externa de dientes cónicos y un diente más interno de mayor tamaño. Órbita bien preservada con anillo esclerótico completo. Aparato opercular completo y articulado. Suspensorio con hiomandibular y metapterigoides. Esqueleto apendicular completo y articulado, aleta pectoral de tipo guadaña (*scythe-like*). Esqueleto axial compuesto por costillas dorsales y ventral y centros vertebrales no osificados. Numerosos supraneurales. Aparato branquial representado por ceratobranquiales, arco hioideo representado por parte del ceratohial anterior. Escamas pequeñas y articuladas.

**Localidad y horizonte.** Cantera "El Ministerio", Área de Los Catutos (38°47'40"S, 70°10'05"W), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano medio - superior Temprano, Jurásico Tardío.

Material osteológico referido a Pachycormiformes gen. et sp. nov. A

***MOZ-Pv 1767***, cráneo completo preservado en vista dorsal. Fragmentos del opérculo. Aparato branquial parcialmente preservado representado por numerosos ceratobranquiales. Arco hioideo representado por los ceratohiales anteriores desplazados de su posición original. Esqueleto apendicular representado por las aletas pectorales completas y con radiales parcialmente preservados. *Procedencia:* Cantera "El Ministerio", Área de Los Catutos, Departamento de Zapala, Fm. Vaca Muerta, Jurásico Tardío.

***MOZ-Pv 4077***, cráneo parcialmente preservado representado por opérculo, placas suborbitales, fragmentos de frontales y parietales. Mandíbula superior

representada por maxilar casi completo y fragmento anterior del premaxilar. Mandíbula inferior con fragmento del dentario. Órbita con anillo esclerótico parcialmente preservado. Región etmoidea representada por fragmento del mesetmoides. Suspensorio representado por fragmento del hiomandibular. Aparato branquial representado por ceratobranquiales desarticulados y parcialmente preservados. Placas dentarias faríngeas asociadas (al menos 3 placas pudieron ser reconocidas). *Procedencia:* Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos, Departamento de Zapala, Fm. Vaca Muerta, Jurásico Tardío.

**MOZ-Pv 2607**, fragmento anterior parcialmente preservado. Cráneo compuesto por fragmento posterior de techo craneano y mandíbulas, opérculos desarticulados. Esqueleto apendicular representado por aletas pectorales desarticuladas. Esqueleto axial sin centros vertebrales osificados. Escamas articuladas. *Procedencia:* Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos, Departamento de Zapala, Fm. Vaca Muerta, Jurásico Tardío.

**MOZ-Pv 3081a**, cráneo completo en tres dimensiones y completamente articulado. *Procedencia:* Cerro Lotena, Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano inferior, Jurásico Tardío.

**MOZ-Pv 3081b**, cráneo completo en tres dimensiones y completamente articulado. *Procedencia:* Cerro Lotena, Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano Temprano, Jurásico Tardío.

**MOZ-PV 3071**, fragmentos mandibulares aislados. *Procedencia:* Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos, Departamento de Zapala, Fm. Vaca Muerta, Jurásico Tardío.

**MOZ-PV 1167a-b**, cráneo parcialmente articulado con algunos huesos preservados en tres dimensiones. *Procedencia:* Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos, Departamento de Zapala, Fm. Vaca Muerta, Jurásico Tardío.

**MLP 94-IX-6-1**, fragmentos de cráneo con partes preservadas en tres dimensiones.

*Procedencia:* Departamento Loncopué, Cajón de Almanza. Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano Temprano, Jurásico Tardío.

Pachycormiformes gen. et sp. nov. B

**Material. MOZ-Pv 1533**, aleta caudal casi completamente preservada. Numerosos lepidotricos sin segmentación y bifurcados distalmente en "Y". Gran placa hipural.

**MOZ-PV 2606**, fragmento de aleta caudal, lóbulo de la aleta caudal con radios sin segmentación y bifurcados distalmente. *Procedencia:* Cantera "El Ministerio", Área de Los Catutos, Departamento de Zapala, Fm. Vaca Muerta, Jurásico Tardío.

**MOZ-PV 2609**, fragmento de aleta caudal. Radios caudales desarticulados. *Procedencia:* Cantera "El Ministerio", Área de Los Catutos, Departamento de Zapala, Fm. Vaca Muerta, Jurásico Tardío.

**MOZ-Pv 3719**, aleta caudal incompletamente preservada.

**Localidad y horizonte.** Cantera "El Ministerio", Área de Los Catutos (38°47'40"S, 70°10'05"W), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano medio - superior Temprano, Jurásico Tardío.

Pachycormiformes indeterminados

**Material. MOZ-Pv 0043**, fragmento de un pez que comprende parte del esqueleto axial, parte aleta anal y parte de la aleta caudal, este ejemplar presenta contenido estomacal consistente en columna vertebral articulada y radios de la aleta pectoral de un pez aspidorrínquido.

**MOZ-Pv 0821**, fragmento de un pez que comprende aleta caudal completa y pedúnculo caudal con escamas articuladas.

**MOZ-Pv 2608**, fragmento antero-medial de un pez. Aleta dorsal completamente preservada. Esqueleto axial con costillas bien osificadas. *Procedencia:* Cantera "El

Ministerio”, Área de Los Catutos, Departamento de Zapala, Fm. Vaca Muerta, Jurásico superior.

**Localidad y horizonte.** Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos (38°47'40"S, 70°10'05"W), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano medio - superior Temprano, Jurásico Tardío.

### Otros paquicórmidos de la Cuenca Neuquina

Pachycormidae indet.

**MOZ-PV 092**, cráneo completo de grandes dimensiones, parcialmente deformado. Preservado en tres dimensiones.

**Localidad y horizonte.** Yesera del Tromen - Pampa Tril, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano, Jurásico Superior.

**Comentarios.** El material aquí mencionado no puede ser referido a ninguna de las especies descritas en esta tesis ni a ningún género de la familia. Será descrito como parte del proyecto postdoctoral.

### 2.2.2. Aspidorhynchiformes

*Belonostomus* nov. sp. A

**Holotipo.** **MOZ-Pv 1747**, cráneo completo y completamente articulado. Aleta pectoral con 4 radios completamente preservados. Escamas articuladas y en la posición original que ocupaban en vida. Se cuentan 30 escamas en la línea media. Notablemente, en la cavidad abdominal, se han preservado vértebras de un pez de menor tamaño. No se conservan las aletas dorsal, caudal, anal y pélvicas.

**Localidad y horizonte.** Cerro Lotena (39°11'S, 69°40'W), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano Temprano, Jurásico Tardío.

*Belonostomus* nov. sp. B

**Holotipo.** **MOZ-Pv 3642**, ejemplar completo con cráneo parcialmente articulado, mandíbulas y preopérculos desplazados de la posición original. Columna vertebral completamente articulada y arqueada en S. Esqueleto caudal casi completamente preservado. No se conservan los lepidotricos de las aletas pectorales, pélvicas, anal

y caudal. Las escamas se encuentran desarticuladas pero asociadas dispuestas en dos grupos a ambos lados de la columna vertebral y en el sector posterior del pez.

**Localidad y horizonte.** Cantera “El Ministerio” (38°47'40"S, 70°10'05"W), Área de Los Catutos, Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano medio - superior Temprano, Jurásico Tardío.

Material osteológico referido a *Belonostomus* nov. sp. B

**MOZ-Pv 1769 a-b**, ejemplar completo, desarticulado, preservado como parte y contraparte. *Procedencia:* Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos (38°47'40"S; 70°10'05"W), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano medio - superior Temprano, Jurásico Tardío.

**MOZ-Pv 4875**, cráneo parcialmente articulado que incluye el hiomandibular, extremo anterior del rostro, fragmento del paraesfenoides, fragmento posterior del maxilar, parte del neurocráneo. *Procedencia:* Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos, Departamento de Zapala, Fm. Vaca Muerta, Jurásico Tardío.

**MOZ-Pv 1536**, ejemplar casi completamente preservado en vista ventral que incluye el cráneo parcialmente articulado, huesos operculares desarticulados, maxilar desarticulado. Aparato branquial parcialmente articulado. Cintura escapular con los elementos articulados entre sí pero desarticulada del cráneo. No presenta aleta caudal, dorsal, pectoral, pélvica y anal. Algunos radios de la aleta pectoral están desarticulados y pueden ser reconocidos. *Procedencia:* Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos, Departamento de Zapala, Fm. Vaca Muerta, Jurásico Tardío.

**MOZ-Pv 3646**, ejemplar completo con escamas articuladas. Cráneo representado por fragmento del rostro, opérculo preservado como impresión, preopérculo desarticulado. *Procedencia:* Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos, Departamento de Zapala, Fm. Vaca Muerta, Jurásico Tardío.



**MOZ-Pv 1163**, ejemplar completo parcialmente articulado. Cráneo parcialmente articulado compuesto por fronto-parieto-dermopterótico articulado, ramas mandibulares desarticuladas, opérculos, preopérculos y subopérculos separados del cráneo. Columna vertebral arqueada en S con vértebras articuladas. Esqueleto caudal completo. Cinturas escapular desarticuladas de la columna pero con los elementos articulados entre si. Numerosas escamas completamente desarticuladas pero asociadas. *Procedencia*: Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos, Departamento de Zapala, Fm. Vaca Muerta, Jurásico Tardío.

Aspidorhynchidae indeterminado

*“Pholidophorus argentinus”*

**Holotipo de *Pholidophorus argentinus*. MLP 39-VI-30-4**, aleta caudal y parte del pedúnculo caudal. Escamas de la línea media, asociadas.

**Localidad y horizonte.** Ruta Nacional 40, puente Picún Leufú (39°12'S, 70°03'W), Área del Cerro Picún Leufú, Titoniano medio - Berriasiano Temprano, Grupo Mendoza, Formación Picún Leufú (Leanza 1973).

### Otros peces óseos del Miembro Los Catutos

El material osteológico que se cita a continuación no fue descrito en esta tesis y será descrito como parte del proyecto postdoctoral. Sin embargo fue utilizado en el análisis tafonómico, conjuntamente con todo el material proveniente de las calizas litográficas del Miembro Los Catutos.

cf. “Pholidophoridae”

**MOZ-Pv 3724**, ejemplar completo con cráneo desarticulado pero asociado. Aletas pectoral, pélvica y anal parcialmente preservadas. Caudal completamente preservada (lóbulo dorsal preservado como una impresión).

**Localidad y horizonte.** Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos (38°47'40"S, 70°10'05"W), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano medio - superior Temprano, Jurásico Tardío.

**MOZ-Pv 1772 a-b**, fragmento de pez que comprende restos del cráneo desarticulados (dentarios, preopérculo), el techo del craneano en vista dorsal, elementos de la cintura escapular (cleitro) y escamas aisladas.

**Localidad y horizonte.** Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos (38° 47'40"S, 70° 10'05"W), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano medio - superior Temprano, Jurásico Tardío.

cf. Teleostei

**MOZ-Pv 5673**, ejemplar completo, en buen estado de preservación, aletas dorsal, pectoral, pélvica y caudal completamente articuladas. Cráneo parcialmente preservado. No se observaron escamas articuladas aunque sí algunas dispersas.

**Localidad y horizonte.** Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos (38° 47'40"S, 70° 10'05"W), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano medio - superior Temprano, Jurásico Tardío.

**MOZ-Pv 1164**, ejemplar completo, en buen estado de preservación, aletas dorsal, pectoral, pélvica y caudal completamente articuladas. Cráneo desarticulado pero asociado.

**Localidad y horizonte.** Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos (38° 47'40"S, 70° 10'05"W), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano medio - superior Temprano, Jurásico Tardío.

Semionotiformes

cf. *Lepidotes*

**MOZ-Pv 2306**, fragmento de pez que comprende sector medio del cuerpo con escamas completamente articuladas y en la posición que ocupaban en vida. Fragmentos del cráneo (opérculo, subopérculo).

**Localidad y horizonte.** Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos (38° 47'40"S, 70° 10'05"W), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano medio - superior Temprano, Jurásico Tardío.

Actinopterigios indeterminados

**MOZ-Pv 3722**, esqueleto caudal. Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos (38°47'40"S, 70° 10'05"W), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano medio - superior Temprano, Jurásico Tardío.

**MOZ-Pv 5271**, fragmento de pez parcialmente preservado. Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos (38°47'40"S, 70° 10'05"W), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano medio - superior Temprano, Jurásico Tardío.

**MOZ-Pv 3857**, fragmento de pez parcialmente preservado. Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos (38°47'40"S, 70°10'05"W), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano medio - superior Temprano, Jurásico Tardío.

**MOZ-Pv 3645**, restos aislados. Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos (38°47'40"S, 70° 10'05"W), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano medio - superior Temprano, Jurásico Tardío.

**MOZ-Pv3775**, ejemplar parcialmente preservado. Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos (38° 47'40"S, 70° 10'05"W), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano medio - superior Temprano, Jurásico Tardío.

## 2.3. Abreviaturas

### 2.3.1 Abreviaturas institucionales-

Se brinda a continuación un listado de las instituciones que fueron visitadas.

<b>BSPG</b>	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München, Alemania.
<b>JM</b>	Jura Museum, Naturwissenschaftliche Sammlungen, Eichstätt, Alemania (SOS; especímenes de las Calizas Litográficas de Solnhofen, ETT; especímenes de las calizas litográficas de Ettling, Scha; especímenes provenientes de las calizas de Schamhaupten).
<b>MACN</b>	Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.
<b>MB</b>	Museum für Naturkunde Leibnitz-Institut für Evolutions und Biodiversitätsforschung. Colección de peces fósiles, Berlín, Alemania.
<b>MOZ</b>	Museo Provincial Dr. Prof. Juan A. Olsacher, Zapala, Neuquén, Argentina.
<b>MLP</b>	Museo de La Plata, División Paleontología de Vertebrados, La Plata, Buenos Aires, Argentina.
<b>SMNS</b>	Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Alemania.

### 2.3.2. Bibliografía seguida para la terminología osteológica utilizada-

Para la denominación osteológica se siguieron los siguientes autores:

- Homologías de los huesos del cráneo: Schultze (2008).
- Pachycormidae: Wenz 1968; Lambers 1992; Arratia y Schultze (en prensa); Friedman *et al.* 2010; Friedman 2012a.
- Aspidorhynchidae: Brito 1988, 1997, 1999; Arratia 2008a, 2009.
- Escamas: Schultze 1966; Gayet y Meunier 1986; Sire y Meunier 1994; Schultze y Sthör 1996; Brito y Meunier 2000; Meunier y Brito 2004.
- Elementos constituyentes del esqueleto caudal: Arratia 1991, 1997, 2008a; Arratia y Lambers 1996; Brito 1997.

### 2.3.3. Abreviaturas anatómicas-

#### - *Cráneo*-

**Dph**, dermoesfenótico

**dpt**, dermopterótico

**P**, parietal [= hueso frontal de la terminología tradicional]

**Pp**, postparietal [= hueso parietal de la terminología tradicional]

**Na**, Nasal

**F+P+Dpt**, fronto-parieto-dermopterótico [según la terminología de Schultze (2008) sería P+Pp+Dpt (parieto-postparieto+dermopterótico)]

**D**, dentario (=dentoespinal de Brito 1997)

**Mx**, maxilar

**Pmx**, premaxilar

**Smx**, supramaxilar

**Pdt**, predentario

**Ro**, rostral

**Pop**, preopérculo

**iop**, interpérculo

**Op**, opérculo

**Sop**, subopérculo

**sclr**, anillo esclerótico

**Sc**, escamas

**Ang**, angular

**Ao**, anteorbital

**Cb**, ceratobranquial

**Boc**, basioccipital

**Eoc**, exoccipital

**G**, placa gular

**Hh**, hipohial

**Io**, infraorbital

**pop**, proceso opercular del hiomandibular

**Rart**, retroarticular

**Post**, postorbital

**Vom**, vómer

**Psp**, paraesfenoides

**Pcor**, placa coronoidea

**ectp**, ectopterigoides

**entp**, entopterigoides (=endopterigoides)

***-Canales sensoriales-***

**cio**, canal infraorbital

**css**, canal supraorbital

**csp**, canal preopercular

**csa**, canal preopercular accesorio

**cmd**, canal sensorial mandibular

***-Cinturas-***

**Cl**, cleitro

**Scl**, supracleitro

**Pp**, placa pélvica

***-Aletas pares e impares-***

**H1**, hipural 1

**Hy**, hipural

**Uc**, centro ural

**PUc**, centros pre-ural

**ahPU**, arcos hemales de la vértebra pre-ural

**“E”**, “epurales”

**“Un”**, “uroneurales” (=uroneural-like [Lambers 1992, Arratia y Lambers 1996]; =uroneural of a peculiar type [Patterson 1973]; =ural neural arches modified as uroneural [Patterson 1977], =neural spines [Arratia y Schultze en prensa])

**BF**, fulcros basales (=basal fulcra)

**Ff**, fulcra marginales (=fringing fulcra)

**Hp**, placa hipural

**NS**, espina neural  
**rpric**, radio principal  
**rpro**, radio procurrente  
**racc**, radio accesorio  
**eff**, fulcra marginales elongada  
**ap**, aleta pectoral  
**lep**, lepidotricos  
**LS**, longitud estándar  
**LC**, longitud del cráneo

*Aclaraciones terminológicas:*

Se utiliza aquí el término en inglés *peg and socket* para la estructura presente en las escamas. Siendo el *Peg* un proceso de la escama y el *Socket* la faceta de articulación para ese proceso.

## **2.4. Preparación de los materiales**

La preparación de peces fósiles puede ser una tarea bastante ardua y compleja debido principalmente a la frecuente naturaleza delicada de sus huesos. Un factor importante tiene que ver con el tipo y dureza de la roca que los contiene, el cual está directamente relacionado con la facilidad con la cual se puede preparar el material. No es lo mismo preparar un material que se encuentra fosilizado dentro de una roca “blanda” como podrían ser algunas calizas litográficas (p. ej., Ettling) que uno que está contenido en una roca con cemento más consolidado (p. ej., Cerro Lotena).

Los fósiles provenientes de las calizas litográficas del Miembro Los Catutos (Cantera el Ministerio), se encuentran en planos de interestratificación y presentan cierto grado de deformación haciendo que las estructuras esqueléticas, de por sí delicadas en los peces óseos, se tornen aún más frágiles. Este hecho dificulta en gran medida la preparación mecánica de los ejemplares, haciendo que los huesos tiendan a “explotar” durante el proceso. Además, la mayor parte de los fósiles presentes en esta localidad, se encuentran casi completamente desarticulados y los huesos presentan un grado de agrietamiento muy marcado. Hecho que dificulta

también la preparación con ácidos débiles ya que de no estar cuidadosamente sellados, el ácido puede penetrar entre las grietas y conducir a la formación de sales y a la destrucción total de las piezas.

Sin embargo las calizas litográficas del Miembro Los Catutos que contienen muchos de los fósiles estudiados en esta tesis, son relativamente blandas lo cual facilitó bastante su preparación mecánica. Los ejemplares provenientes de otras localidades (p. ej., Cerro Lotena) los cuales a pesar de estar incompletos (generalmente sólo se encuentran cráneos aislados) y encontrarse deformados por compresión, están bien articulados, con huesos fuertemente unidos y sin fracturas importantes que debiliten la estructura del material óseo, fueron preparados mecánicamente mediante la utilización de martillo neumático (micro-jack).

#### **2.4.1. Técnicas de preparación utilizadas**

Dadas las características de preservación de los materiales objeto de estudio y su similitud con algunos materiales previamente estudiados en diferentes localidades europeas y mexicanas (Solnhofen, Ettling, Schamphauten, Cantera Tlayúa), se tomaron como base los procesos desarrollados por diferentes investigadores (Toombs y Rixon 1959, Maisey 1991, Grande y Bemis 1998, Alvarado-Ortega 1998 entre otros). La metodología fue modificada en esta tesis para ser implementados en los fósiles estudiados. El proceso general de limpieza de los materiales es el que se observa en la Figura 2.1; las técnicas de preparación se describen a continuación.

##### ***2.4.1.1 Limpieza con ácido acético*** (Figura 2.2):

El funcionamiento de esta técnica de preparación ha sido documentada por diversos autores (ver más arriba). Se fundamenta en la diferencia existente en las velocidades de reacción de un determinado ácido (acético o fórmico) frente a los materiales constituyentes de la matriz rocosa y los fósiles contenidos en ella. El carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ) presente en las calizas litográficas del Miembro Los Catutos reacciona rápidamente en presencia de ácidos débiles (acético y/o fórmico). Esta reacción es más lenta para el fosfato de calcio ( $\text{Ca}(\text{PO}_4)_2$ ) de los huesos de los peces fósiles; de esta forma la matriz rocosa es fácilmente eliminada



y los materiales se conservan muy bien. Se tuvo especial cuidado en la preparación de los aspidorrínquidos ya que presentan agrietamiento muy marcado en la mayoría de los casos, haciendo que el ácido pueda penetrar entre las grietas, produciendo la formación de sales que, posteriormente, pueden conducir a la destrucción del fósil. Para que esto no suceda, se procedió a la consolidación previa de los materiales mediante la utilización de una solución de PVA (poli-vinil-acetato) en distintas concentraciones.

#### **2.4.1.2. Limpieza mecánica** (Figura 2.3):

Luego de la limpieza con ácido, o bien en aquellos fósiles en los que no se utilizó ácido, se procedió a la limpieza mecánica (con agujas comunes, entomológicas, bisturí y martillo neumático o micro-jack), siempre bajo lupa binocular y/o microscopio estereoscópico.

El trabajo de preparación y limpieza estuvo mayormente a cargo de la autora, contando con la colaboración de parte del personal técnico del Museo de La Plata (Lic. Leonel Acosta).

### **2.5. Merística**

Los criterios seguidos para la toma de las diferentes medidas utilizadas en este trabajo se hizo siguiendo los trabajos previos [Aspidorhynchiformes (p. ej. Maisey 1991, Brito 1997), Pachycormiformes (p. ej. Lambers 1992)]. Las medidas fueron tomadas directamente sobre el material fósil con un calibre digital con valor máximo de 30 cm. En aquellos casos donde la medida era mayor a 30 cm se utilizó cinta métrica. Muchas de las medidas fueron tomadas bajo lupa binocular y/o microscopio estereoscópico. En este trabajo de tesis, las medidas están expresadas en milímetros.

#### **2.5.1. Descripción de las medidas tomadas**

##### **A. Aspidorhynchiformes** (Figura 2.4)

- 1- Longitud total del pez (medida desde el extremo del premaxilar hasta el extremo distal del lóbulo ventral de la aleta caudal).
- 2- Longitud estándar.

- 3- Longitud del cráneo<sub>1</sub> (medida desde el extremo anterior del premaxilar hasta el extremo posterior del opérculo).
- 4- Longitud del cráneo<sub>2</sub> (medida desde el extremo del prementario hasta el extremo posterior del opérculo).
- 5- Altura del cráneo.
- 6- Distancia pre-dorsal<sub>1</sub> (medida desde el extremo del premaxilar hasta el comienzo de la aleta dorsal).
- 6<sup>a</sup>- Distancia pre-dorsal<sub>2</sub> (medida desde el extremo del prementario hasta el comienzo de la aleta dorsal).
- 7- Distancia pre-anal<sub>1</sub> (medida desde el extremo del premaxilar hasta el origen de la aleta anal).
- 7<sup>a</sup>- Distancia pre-anal<sub>2</sub> (medida desde el extremo del prementario hasta el origen de la aleta anal).
- 8- Distancia pre-pélvica<sub>1</sub> (medida desde el extremo del premaxilar hasta el origen de la aleta pélvica).
- 8<sup>a</sup>- Distancia pre-pélvica<sub>2</sub> (medida desde el extremo del prementario hasta el origen de la aleta pélvica).
- 9- Largo del lóbulo dorsal de la aleta caudal.
- 10- Largo del lóbulo ventral de la aleta caudal.
- 11- Ancho de la órbita.
- 12- Distancia pre-pectoral<sub>1</sub> (medida desde el extremo del premaxilar hasta el origen de la aleta pectoral).
- 13- Distancia pre-pectoral<sub>2</sub> (medida desde el extremo del prementario hasta el origen de la aleta pectoral).

#### **B. Pachycormiformes (Figura 2.5)**

- 1- Largo de la cabeza.
- 2- Origen de la aleta pélvica.
- 3- Origen de la aleta anal.
- 4- Origen de la aleta dorsal.
- 5- Largo del lóbulo dorsal de la aleta caudal.
- 6- Largo del lóbulo ventral de la aleta caudal.

- 7- Distancia entre el origen de la aleta dorsal y origen de la aleta caudal.
- 8- Diámetro de la órbita.
- 9- Longitud del rostrodermoetmoides.

## **2.6. Metodología de análisis**

### **2.6.1. Análisis anatómico-comparativo**

El análisis anatómico comparativo llevado a cabo en este trabajo incluye a los peces Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes que fueron hallados en las sedimentitas jurásicas de la Formación Vaca Muerta y Picún Leufú (ver capítulo 1 y 4). Con el fin de establecer diferencias anatómicas, se compararon los materiales estudiados en esta tesis con otros actinopterigios: aspidorrínquidos, paucicórmidos, semionótidos, picnodóntidos, macrosémidos, fúridos, catúridos y ámidos que se encuentran depositados en diferentes colecciones extranjeras (ver apéndice I), consultar las abreviaturas institucionales más arriba (C2 sección 2.3.1). Asimismo, se tuvo en cuenta la información disponible en la bibliografía la cual está citada a lo largo del texto.

### **2.6.2. Análisis bioestratigráfico y consideraciones tafonómicas**

Con el objeto de analizar tafonómicamente los peces hallados en las calizas litográficas del Miembro Los Catutos, se examinaron 61 lascas que en su mayoría contenían 1 ejemplar. Los parámetros tenidos en cuenta en el análisis fueron:

- 1- Grupo taxonómico predominante.
- 2- Estado general de preservación.
- 3- Grado de articulación.
- 4- Estado de preservación de las escamas.
- 5- Relación del plano de simetría respecto al sustrato.
- 6- Deformación del esqueleto axial.
- 7- Estado de articulación de las aletas.
- 8- Presencia/ausencia de organismos depredadores.
- 9- Presencia/ausencia de organismos bioturbadores.

Las interpretaciones tafonómicas fueron establecidas mediante el análisis detallado de las muestras. Se efectuaron planillas para el análisis bivariado donde se incorporaron todos los datos detallados arriba.

Para la interpretación y resolución de los procesos tafonómicos actuantes se contó con la asistencia del Lic. Daniel Cabrera quien está desarrollando su trabajo de tesis estudiando la tafonomía de los peces de diversas localidades miocenas de Argentina.

Cabe destacar que algunos parámetros interesantes e informativos como ser: grado de orientación de los fósiles, tipos de corrientes actuantes, entre otros; no pudieron ser evaluados debido a que el material no fue colectado en el contexto de este trabajo de tesis doctoral. Sino que proviene de la colección del museo Provincial Dr. Prof. Juan A. Olsacher o del Museo de La Plata no habiéndose registrado esos datos.

## **2.7. Análisis filogenéticos**

Las relaciones filogenéticas de los grupos objeto de estudio (Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes) se analizaron utilizando metodología cladística (Hennig 1966; Wiley 1981 entre otros). Para polarizar la transformación de los caracteres se utilizó la comparación con grupos externos (véase: Farris 1982, Kluge 1985).

Bajo este contexto, se plantearon inicialmente dos potenciales hipótesis:

- 1- Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes son teleósteos basales (véase: Patterson 1973, 1977; Mainwaring 1978; Lauder y Liem 1983; Brito 1997).
- 2- Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes son teleosteomorfos (p. ej., Arratia 2001, 2004).

Posteriormente, durante el desarrollo de este trabajo de tesis surgieron numerosas dudas relativas al planteamiento de algunos caracteres, lo que hizo que me replaneara las hipótesis previas de trabajo (véase Capítulo 5). De este modo las hipótesis inicialmente planteadas fueron reenunciadas como sigue:

- 1- Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes están más cercanamente relacionados con los teleósteos que con otros grupos y son considerados un grupo troncal (*stem-group*) de posición basal a Teleostei (formando parte

del un clado más inclusivo: los Teleosteomorpha) conjuntamente con otros taxones.

- 2- Los Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes son filogenéticamente más afines a los halecomorfos (ámidos, catúridos y fúridos).
- 3- Los Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes tienen características intermedias entre Holostei y Teleostei, siendo conveniente considerarlos *Neopterygii incertae sedis*.

La elección del grupo externo se hizo teniendo en cuenta los análisis cladísticos precedentes (Lambers 1992, Brito 1997, Liston 2006, Friedman *et al.* 2010, Friedman 2012a). Se utilizó el Paleonisciformes *Pteronisculus* para la polarización de los caracteres. Las relaciones se estudiaron teniendo en cuenta las hipótesis previas (p. ej. Patterson 1973, 1977; Lauder y Liem 1983; Olsen y McCune 1991; Lambers 1992; Brito 1997; Arratia 1999, 2001, 2004; Cavin 2010; Grande 2010, entre otros). Los potenciales grupos externos considerados son: Ginglymodi: semionótidos, macrosémiidos y lepisostéidos (*sensu* Grande 2010), halecomorfos basales (catúridos, fúridos, ionoscópidos y el parasemionótido *Watsonulus eugnathoides* Piveteau), ámidos y Pycnodontomorpha (*sensu* Cavin, 2010); Pycnodontiformes.

Los árboles fueron diagramados en FigTree© versión 1.3.1 y Adobe Illustrator© CS6.

### 2.7.1 Construcción de la matriz

El análisis cladístico se efectuó tomando como base la matriz de datos de Friedman (2012a) que consta de 29 taxones (15 son paquicórmidos) y 121 caracteres morfológicos. A partir de ella se construyó una nueva matriz de datos a la cual se le adicionaron taxones y caracteres (ver más abajo). Algunos caracteres de la matriz de Friedman (2012a) no fueron tenidos en cuenta en este análisis por considerarse no informativos para el grupo de estudio o bien porque eran ambiguos en su formulación y de difícil interpretación; otros fueron reformulados.

De los **152** caracteres presentes en la nueva matriz generada, sólo se tuvieron en cuenta **99** caracteres de la matriz de Friedman (2012a). Hay **28** caracteres nuevos propuestos para este análisis. Se adicionaron **16** caracteres de

otros autores a saber: **2** caracteres de la matriz de Lambers (1992)- carácter 65 (=c. 4 de Lambers 1996) y carácter 110 (= c. 12 de Lambers 1992); **4** de Brito (1997) – caracteres: 60 (= c. 17 de Brito 1997), 76 (=c. 24 de Brito 1997), 147 (=c. 36 de Brito 1997) y 152 (= c. 23 de Brito 1997); **4** de Grande (2010) – caracteres: 2 (=c. 64 de Grande 2010), 68 (=c. 45 de Grande 2010), 72 (=c. 1 de Grande 2010), 85 (=c. 57 de Grande 2010); **5** de Friedman *et al.* (2010)- caracteres: 41 (=c. 30 de Friedman *et al.* 2010), 42 (=c. 31 de Friedman *et al.* 2010), 59 (=c. 45 de Friedman *et al.* 2010), 138 (=c. 88 de Friedman *et al.* 2010), 139 (=c. 89 de Friedman *et al.* 2010) y **1** de López-Arbarello (2012) – carácter: 3 (=c. 15 de López-Arbarello 2012).

Asimismo se modificaron **9** de caracteres, a saber:

- carácter 32 de Friedman (2012a) “*Rostrodermethmoid*” (0=*Terminates at anterior tip of mandibular symphysis*, 1=*Forms a produced rostrum, extending anterior to mandibular symphysis*) se modificó por el carácter 31 del presente análisis “Extensión del rostrodemotmoides” (0= no extendiéndose más allá de la sínfisis mandibular inferior, 1= se extiende más allá de la sínfisis mandib. inferior pero sin forma rostro pronunciado, 2= forma un rostro muy pronunciado). Este carácter es considerado ordenando en el análisis filogenético.
- carácter 35 de Friedman (2012a) “*Parietals*” (0=*Paired*, 1=*Single midline ossification*) se modificó por el carácter 34: “Postparietales [de a nueva terminología]” (0=Pares, 1=Pares pero fusionados en la línea media como un solo hueso, 2=Fusionados con otros huesos formando un complejo).
- carácter 36 de Friedman (2012a) “*Posterior boss on skull roof*” (0=*Absent*, 1=*Present*), se modificó por el carácter 37: “Complejo temporal en el cráneo” (0=Ausente, 1=Incipiente, 2=Bien desarrollado). Además este carácter se considera ordenado en el análisis filogenético.
- carácter 94 de Friedman (2012a) “*Relative position of dorsal and anal fins*” (0=*Overlap between dorsal- and anal-fin bases*, 1=*Dorsal-fin base lies anterior to anal-fin base*), se modificó por el carácter 107: “Relación entre las bases de la aleta dorsal y anal” (0= Base de la aleta dorsal anterior a la aleta anal, 1=

- Solapamiento de las bases de la aleta dorsal y anal, 2= Base de la aleta anal anterior a la base de la dorsal). Este carácter se considera además ordenado.
- carácter 29 de López-Arbarello (2012) "*Ornamentation of the dermal bones of the skull*" (0= *Ornamented with tubercles or ridges*, 1=*Smooth or very slightly ornamented*, 2=*Ornamented with firmly anchored large conical teeth*), se modificó por el carácter 39: "Tipo de ornamentación de los huesos del cráneo" (0= Suave o débilmente ornamentados, 1= Más marcada que la anterior, con tubérculos o costillas, 2= Muy desarrollada, con fuertes y grandes dientes cónicos). Este carácter se considera ordenado en el análisis filogenético.
  - carácter 60 de López-Arbarello (2012) "*Shape of preoperculum*" (0= *Dorsoventrally elongated without anteroventral arm*, 1= *Crescent-shaped*, 2= *L-shaped*), se modificó por el carácter 97: "Forma del preopérculo" (0= Más o menos recto (elongado dorsoventralmente), 1= En forma de medialuna, 2= Triangular, 3= en L). Este carácter además se consideró ordenando en el análisis.
  - carácter 72 de Grande (2010) "*Ventral limb depth of L-shaped preopercle*" (0=*venral limb narrow or absent*, 1= *ventral limb deep, massively developed and exposed, forming major part of the ornamented dermal surface of the ventrolateral region of the skull*), se modificó por el carácter 102: "Relación entre el desarrollo del margen ventral y dorsal del preopérculo (en L)" (0= Margen ventral y dorsal iguales o casi iguales, 1= Margen ventral mucho más desarrollado que el dorsal).
  - carácter 114 de Friedman 2012a: "*Complete fusion of fin rays along length of leading edge of pectoral fin*" (0= *Absent*, 1=*Present*), fue modificado por el carácter 136: "Grado de fusión de los radios a lo largo del margen de la aleta pectoral" (0= Ausente, 1=Parcial, 2= Completa)
  - carácter 121 de Friedman 2012a: "*Scale morphology*"(0=*Rhombic*, 1=*Round*), fue modificado por el carácter 149: "Morfología de las escamas" (0=Rómbicas, 1=Redondeadas, 2=Rectangulares, 3=Rómbicas de tipo particular).

A continuación se listan los **28** nuevos caracteres formulados en este análisis:

56 (Presencia de Premaxilar); 62 (Presencia de dientes en el premaxilar); 64 (Presencia de dientes de mayor tamaño en el premaxilar); 71 (Longitud del rostro [preorbitaria]); 73 (Longitud de la mandíbula superior vs. longitud de la mandíbula inferior); 77 (Tamaño relativo del predentario); 78 (Grado de curvatura del extremo anterior del dentario debido al desarrollo de una placa coronoidea anterior); 79 (Presencia de dientes en el dentario); 92 (Presencia de doble articulación [cuadrado-simplético] en la mandíbula); 99 (Presencia de canal preopercular); 100 (Presencia de canal accesorio en el preopérculo); 108 (Posición [retrasada o no] de las aletas dorsal y anal); 109 (Presencia de aleta anal); 112 (presencia de autocentro formando la mayor parte del cuerpo de la vértebra) 116 (Presencia y tamaño del escudo que precede al lóbulo dorsal de la aleta caudal); 117 (Presencia de escudo precediendo el lóbulo ventral de la aleta caudal); 118 (Presencia de escamas altamente modificadas cubriendo los radios principales epiaxiales y parte de la fulcra basal epiaxial de la aleta caudal [=“*scaly caudal apparatus*”]); 119 (Presencia de fulcra marginal [=“*fringing fulcra*”] en margen del lóbulo epiaxial y/o hipoaxial de la aleta caudal); 120 (Patrón o Tipo de fulcra marginal [=“*fringing fulcra*”] presente en los márgenes de las aletas pares e impares); 121 (Presencia de fulcros marginales [=“*fringing fulcra*”] en el margen de la aleta pectoral); 122 (Presencia de Arcocentro y “Uroneurales” expandidos lateralmente); 124 (Presencia de “*uroneurals-like*”); 143 (Tamaño general de las escamas del cuerpo); 144 (Tamaño de las escamas de la línea lateral y su relación respecto de las inmediatamente superiores e inferiores); 145 (Tamaño de las hileras de escamas en los flancos); 146 (Tipo de escama); 150 (Presencia de ganoina en las escamas); 151 (Presencia de microtubérculos en las escamas).

Se adicionaron **18** taxones: 6 Pachycormiformes, 9 Aspidorhynchiformes, 1 “Pholidophoriformes”, 1 Ichthyodectiformes y 1 Semionotiformes (véase la tabla de taxones más abajo). Asimismo, se modificó el enunciado de géneros aislados (algunos de los cuales correspondían a varias especies diferentes) y se los reemplazó por especies: por ejemplo: se usa *Pachycormus macropterus* y *P. bollensis* en lugar de *Pachycormus* spp., *Orthocormus cornutus*, *O. teyleri* y



*Orthocormus* nov. sp. A Arratia y Schultze (en prensa) en lugar de *Orthocormus* spp.)

Algunos caracteres de la matriz de Friedman (2012a) se eliminaron por considerarse ambiguos, de difícil interpretación o no informativos, por ejemplo:

- Carácter 8: "*Dermal component of sphenotic bone or sphenotic region of braincase*"

Este carácter no es tenido en cuenta en el análisis porque no es informativo, además se considera ambiguo. Aparentemente el carácter deriva de un carácter de Grande (2010). Sin embargo, los caracteres de Grande (2010) relacionados al esfenótico son: C. 22: "*Dermosphenotic/sphenotic association*" (0=closely associated with each other, 1=not in contact with each other) y C. 23: "*Sphenotic with small dermal component*" (0=no, 1=yes).

- Carácter 15: "*Position of membranous outgrowths of intercalar*". No se considera en este análisis por no presentar codificación en ningún espécimen objeto de estudio.

- Carácter 18: "*Posttemporal fossae*". No se considera en este análisis por considerarse ambiguo y de difícil codificación e interpretación. Además sólo está codificado en la matriz original para tres miembros del grupo de estudio.

- Carácter 23: "*Vertebrae fused into adult occipital condyle*". No se considera informativo ya que se desconoce en todos los miembros del grupo de estudio.

- Carácter 45: "*Anterior supraorbital contact*". No se considera en este análisis porque no es informativo para el grupo de estudio. Además se consideró únicamente el carácter 34 de Friedman et al. (2010): "*Contact between anterior supraorbital and infraorbital*" (véase además discusión en Capítulo 5).

- Carácter 58: "*Supraorbital canal in premaxilla*". Este carácter no es considerado en este análisis porque no se considera informativo para el grupo de estudio. En la matriz de Friedman (2012a) sólo está codificado como ausente en el paucicórmido *Pachycormus* sp.

- Carácter 75: "*Membranous ossification binding symplectic and preoperculum*". Este carácter no es tenido en cuenta en este análisis porque el simpléctico y su

relación con el preopérculo no se conocen en casi ningún miembro del grupo de estudio. Friedman (2012a) codifica este carácter como ausente en *Martillichthys*, *Asthenocormus* y *Pachycormus* sp. Sin embargo, mis observaciones no permiten hacer tal aseveración ni en *Asthenocormus* ni en *Pachycormus*. Se espera en el futuro poder revisar en detalle el material de *Martillichthys* que seguramente aportará valiosa información al respecto.

- Carácter 78: “*Contact or close association between metapterygoid and quadrate*”. Este carácter no es informativo entre los miembros del grupo de estudio ya que en la mayoría de ellos no se conoce el suspensorio articulado y la relación de los huesos. Además el carácter está codificado como presente en los halecomorfos lo cual es cierto pero también es cierto que el único grupo conocido hasta el momento que posee una condición diferente son los lepisosteidos (véase Grande 2010 su carácter 60 y la discusión asociada).
- Carácter 100: “*Lateral keels of caudal peduncle [greatly expanded urodermals]*” de Friedman (2012a) fue reemplazado por el carácter 118: “Escamas altamente modificadas cubriendo fulcros basales dorsales y radios principales en el lóbulo dorsal de la aleta caudal” (= *scaly caudal apparatus* de Arratia y Schultze [en prensa]).

Algunos caracteres fueron reinterpretados y/o reformulados a la luz de nueva evidencia disponible a saber:

- El carácter 96: “*Ossification of vertebral centra*” de Friedman (2012a) fue reinterpretado como “Autocentro formando la mayor parte del cuerpo de la vertebra” (Carácter 112) (consultar el Capítulo 5: Análisis Filogenéticos).
- El carácter 76: “*Position of jaw joint*” de Friedman (2012a) fue reformulado como “Posición de la articulación de la mandíbula inferior con el suspensorio y su relación con la posición de la órbita” (Carácter 89).
- El carácter 32 de Friedman (2012a) *Rostrodermethmoid* (0= *Terminates at anterior tip of mandibular symphysis*, 1= *Forms a produced rostrum, extending anterior to mandibular symphysis*), se dividió en dos caracteres: Carácter 30: “Rostrodermoetmoides” (0=Ausente, 1=Presente) y Carácter 31: “Extensión del rostrodermoetmoides” (0= no extendiéndose más allá de la sínfisis mandibular inferior, 1= se extiende más allá de la sínfisis mandíbula inferior

pero sin formar un rostro pronunciado, 2= se extiende más allá de la sínfisis mandíbula inferior formando un rostro muy pronunciado). El carácter 31 además se considera ordenado (=aditivo) en el análisis filogenético.

El carácter 35 de Friedman (2012a) *Parietals* (0= Paired, 1= Single midline ossification). Se modificó por el Carácter 34: “Postparietales (parietales de la antigua terminología)” (0= Pares, 1= Una única osificación en la línea media, 2= Fusionado con otros huesos).

El carácter 36 de Friedman (2012a) *Posterior boss on skull roof* (0= Absent, 1= Present). Se modificó por el Carácter 37: “Desarrollo del complejo temporal del cráneo” (0= Ausente, 1=De desarrollo incipiente, 2= Bien desarrollado).

El carácter 114 de Friedman (2012a): *Complete fusion of fin rays along length of leading edge of pectoral fin* (0= Absent, 1=Present). Se modificó por el Carácter 136: “Grado de fusión de los radios a lo largo del margen de la aleta pectoral” (0=Ausente, 1= Parcial (sólo los 2-3 primeros permanecen libres en la parte basal), 2= Completa) y se lo consideró ordenado (=aditivo).

A continuación se presenta una tabla con las especies incluidas en el análisis filogenético. En la tabla siguiente están señalados con [\*] los taxones agregados a la matriz original de Friedman (2012a) y con [Δ] los taxones argentinos:

<i>Orden</i>	<i>Familia</i>	<i>Especie</i>	
<b>Palaeonisciformes</b>		<i>Pteronisculus White 1933</i>	†
<b>Amiiformes</b>	Amiidae	<i>Amia calva Linnaeus 1766</i>	Viviente
	Caturidae	<i>Caturus furcatus Agassiz 1833</i>	†
		<i>Macrepistius arenatus Cope 1894</i>	†
	Parasemionotidae	<i>Watsonulus eugnathoides (Piveteau 1935)</i>	†
<b>Guildayichthyiformes</b>	Guildaychthyidae	<i>Discoserra pectinodon Lund 2000</i>	†
<b>Pachycormiformes</b>	Pachycormidae	<i>Hypsocormus insignis Wagner 1860a</i>	†
		<i>H. tenuirostris Woodward 1889</i>	†
		<i>Asthenocormus titanius (Wagner 1863)</i>	†
		<i>Pseudoasthenocormus retrodorsalis (Eastman 1914) [*]</i>	†

		<i>Bonnerichthys gladius</i> (Cope 1873)	†
		<i>Australopachycormus hurleyi</i> Kear 2007	†
		<i>Leedsichthys problematicus</i> Woodward 1889	†
		<i>Martillichthys renwickae</i> Liston 2006	†
		<i>Rhinconichthys taylori</i> Friedman, Shimada, Martin, Everhart, Liston, Maltese and Tribold 2010	†
		<i>Pachycormiformes</i> gen. et sp. nov. B [*] [Δ]	†
		<i>Orthocormus teyleri</i> Lambers 1988 [*]	†
		<i>Orthocormus cornutus</i> Weitzel 1930 [*]	†
		<i>Pachycormus macropterus</i> [*] (Blainville, 1818)	†
		<i>Pachycormus bollensis</i> (Quenstedt 1858) [*]	†
		<i>Euthynotus micropodius</i> (Blainville, 1818) [*]	†
		<i>Protosphyraena</i> Leidy 1857	†
		<i>Sauropsis</i> Agassiz 1832	†
		<i>Notodectes argentinus</i> Dolgopol de Saez 1949 [*][Δ]	†
		<i>Pachycormiformes</i> gen. et sp. nov. A [*] [Δ]	†
		<i>Ohmdenia multidentata</i> Hauff 1953	†
		<i>"Hypsocormus" macrodon</i> (Wagner 1858)	†
		<i>Saurostomus esocinus</i> (Agassiz 1833)	†
<b>Lepisosteiformes</b>	Lepisosteidae	<i>Lepisosteus platostomus</i> Rafinesque 1820	Viviente
		<i>Lepidotes</i> Agassiz 1832	†
<b>Semionotiformes</b>	Macrosemiidae	<i>Macrosemius rostratus</i> Agassiz 1844	†
<b>"Semionotiformes"</b>		<i>Semionotus elegans</i> (Newberry, 1888)	†
		<i>Macrosemimimus fegerti</i> Schröder, López-Arbarello y Ebert 2012 [*]	†
<b>"Pholidophoriformes"</b>		<i>Siemensichthys siemensii</i> Arratia 2000b [*]	†
<b>Pholidophoriformes</b>	Pholidophoridae	<i>Pholidophorus bechei</i> Agassiz 1842	†

<b>Ichthyodectiformes</b>	Ichthyodectidae	<i>Cladocyclus Agassiz 1843</i> [*]	†
<b>Aspidorhynchiformes</b>	Aspidorhynchidae	<i>Aspidorhynchus sanzebacheri Brito y Ebert 2009</i> [*]	†
		<i>Aspidorhynchus acutirostris (Blainville 1818)</i> [*]	†
		<i>Belonostomus tenuirostris (Agassiz 1833)</i> [*]	†
		<i>cf. Belonostomus sp. (Eichstätt)</i> [*]	†
		<i>Belonostomus münsteri (Agassiz 1834)</i> [*]	†
		<i>Vinctifer comptoni (Agassiz 1841)</i> [*]	†
		<i>Richmondichthys sweeti (Etheridge y Smith Woodward 1891)</i> [*]	†
		<i>Belonostomus nov. sp. A</i> [*] [Δ]	†
		<i>Belonostomus nov. sp. B</i> [*] [Δ]	†
		<i>Dentilepisosteus leavis Grande 2010</i>	†
<b>Elopiformes</b>	Elopidae	<i>Elops hawaiiensis Regan, 1909</i>	Viviente
<b>Hiodontiformes</b>	Hiodontidae	<i>Hiodon alosoides (Rafinesque 1819)</i>	Viviente

La matriz resultante, construida con el programa Mesquite 2.75 (Maddison y Maddison 2011), consta de 49 taxones y 152 caracteres.

La codificación de los taxones adicionados en este análisis fue posible gracias a la observación directa del material y a los datos éditos. A continuación se mencionan los taxones adicionados y la procedencia de la información anatómica que sirvió para la codificación [los taxones en negrita corresponden a los ejemplares argentinos]:

- *Pseudoasthenocormus retrodorsalis*: la codificación se hizo mediante la observación del holotipo (BSPG I 361) y basándose en las descripciones de Lambers (1992).
- *Orthocormus teyleri*: se codificó en base a las descripciones de Lambers (1988, 1992) y por observación de fotografías del holotipo (T14836) cedidas por personal del Jura Museum.
- *Orthocormus cornutus*: se codificó en base a observación directa de materiales (JM SOS 3460, JM SOS 3571a-b) y a las descripciones de Weitzel (1930) y Lambers (1988, 1992).
- *Pachycormus macropterus*: se codificó en base a la observación directa de materiales (MBf. 1477, MBf. 12215, MBf. 18095, MBf. 18093, SMNS 4204,

SMNS 4205) y a las descripciones de Woodward (1895), Wenz (1968) y Mainwaring (1978).

- *Pachycormus bollensis*: se codificó en base a la observación directa de material (SMNS 18189) y a la descripción de Lehman (1949) sumando datos proporcionados en la matriz de Lindkvist (2012).
- *Euthynotus micropodius*: se codificó en base a la observación de material (MBf. 1485).
- *Notodectes argentinus*: se codificó en base a la observación del holotipo (MLP 48-1-1-1).
- **Pachycormiformes gen. et sp. nov. A** se codificó en base a la observación de los materiales (MOZ-Pv 1160 a-b, MOZ-Pv 1767, MOZ-Pv 4077, MOZ-Pv 2607, MOZ-Pv 3081a, MOZ-Pv 3081b, MOZ-PV 3071, MOZ-PV 1167a-b, MLP 94-IX-6-1).
- **Pachycormiformes gen. et sp. nov B**: se codificó en base a observación directa del holotipo (MOZ-Pv 1533).
- *Macrosemimimus fegerti*: se codificó en base a las descripciones de Schröder *et al.* (2012), los datos proporcionados en la matriz de López-Arbarello (2012) y mediante observación directa del material JM ETT 244.
- *Siemensichthys siemensii*: se codificó en base a las descripciones de Arratia (2000) y observación directa de los materiales (JM Scha 82 y SMNS 95398/6).
- *Cladocyclus sp.*: se codificó en base a las descripciones de Maisey (1991), Castro-Leal y Brito (2004) [*Cladocyclus gardneri* Agassiz], Alvarado-Ortega (2005) y Forey y Cavin (2007) [*Cladocyclus pankowskii* Forey y Cavin].
- *Aspidorhynchus sanzenbacheri*: se codificó en base a la observación de materiales (JM ETT1 [holotipo], JM ETT2, JM ETT18, JM ETT 565) y a las descripciones de Brito y Ebert (2009).
- *Aspidorhynchus acutirostris*: se codificó en base a la observación de materiales (MBf. 3563, MBf. 2836, MBf. 3527, MBf. 3529, MBf. 3530, MBf. 3534, MBf. 3537, MBf. 3552, MBf. 3555, MBf. 3557, MBf. 3562, MBf. 3526, MBf. 1573, MBf. 1376, MBf. 1380, JM 1997 II 6, JM SOS 4375, JM SOS 4609a, SMNS 10401, SMNS 80253, SMNS 87934/8) y a las descripciones de Saint-Seine (1949) y Brito (1997, 1999).

- *Belonostomus tenuirostris*: se codificó en base a la observación de materiales (JM SOS 2844, JM SOS 2846, JM SOS 2841, JM SOS 3044 a-b, MBf. 3539, MBf. 3508, MBf. 3539, MBf. 3570, MBf. 3578, SMNS 86367) y a las descripciones de Woodward (1895), Saint-Seine (1949) y Brito (1997, 1999).
  - *Belonostomus münsteri*: se codificó en base a la observación directa de materiales (MBf. 1957 I 339a, MBf. 1595 1-2, MBf. 3540, MBf. 3542, MBf. 3544, MBf. 3545, NHML P3801 [holotipo que se encontraba en préstamo en el Jura-Museum]) y a las descripciones de Woodward (1895) y Brito (1997).
  - cf. *Belonostomus* sp.: se codificó en base a observación directa de ejemplares (JM ETT 123, JM ETT 117, JM ETT 49a, JM ETT 128, JM ETT 981, JM ETT 1900, JM ETT 1941, JM ETT 2170).
  - *Vinctifer comptoni*: se codificó en base a las descripciones de Maisey (1991) y Brito (1992, 1997, 1999) y observación directa en (MBf. 2837 [molde de caucho de escamas], MBf. 3585, MBf. 3591, MOZ-Pv s/n [ejemplar completo]).
  - *Richmondichthys sweeti*: se codificó en base a las descripciones de Brito (1997) y Bartholomai (2004).
  - ***Belonostomus* nov. sp A**: se codificó en base a observación directa del holotipo (MOZ-Pv 1747).
  - ***Belonostomus* nov. sp B**: se codificó en base a la observación directa de los ejemplares (MOZ-Pv 3642 [holotipo], 1769 a-b, 4875, 1536, 3646, 1163).
- Asimismo, muchos de los taxones utilizados en la matriz original de Friedman (2012a) pudieron ser examinados durante el transcurso de esta tesis. Se analizó su codificación y, en el caso en que fue necesario, se recodificaron. En los casos en los que no se tuvo acceso al material, se codificaron siguiendo la literatura pertinente y disponible:
- *Pteronisculus*: se recodificó en base a Lehman (1952) y Arratia y Schultze (1991).
  - *Discoserra pectinodon*: se recodificó en base a Lund (2000).
  - *Saurostomus esocinus*: fue recodificado mediante la observación directa de ejemplares (SMNS 12576, SMNS 50736, SMNS 51144, SMNS 53987,

- SMNS 56982) y teniendo en cuenta las descripciones de Wenz (1968), Lambers (1992).
- *Hypsocormus insignis*: se recodificó en base a la observación de materiales (BSPG AS VI 4a-b [holotipo], JM SOS 539a, JM SOS 3916, JM SOS 3554, MBf. 1547, SMNS 56650) y mediante las descripciones de Woodward (1895), Lambers (1992), Arratia y Lambers (1996).
  - "*Hypsocormus*" *macrodon*: se recodificó en base a las descripciones de Woodward (1895) y Lambers (1992) así como también en base a la observación de materiales (JM SOS 3574).
  - *Asthenocormus titanius*: se codificó en base a la observación directa de los ejemplares (JM SOS 542 [neotipo], JM SOS 3556) y las descripciones de Lambers (1992).
  - *Sauropsis*: se recodificó de acuerdo con el material examinado (BSPG AS VII 1089 [holotipo de *Sauropsis longimanus*], JM SOS 3046 [*Sauropsis longimanus*], JM SOS 3336a [*Sauropsis* sp.], JM SOS 3459 a-b [*Sauropsis* sp.]) y las descripciones de Woodward (1895), Lambers (1992), Arratia (2008b).
  - *Protosphyraena*: se recodificó en base a las descripciones de Woodward (1895) y de Arratia y Lambers (1996). Asimismo, se realizó en base a la observación de materiales (BSPG 1893 X 72/ 1893 X 539 [un cráneo]).
  - *Amia calva*: se recodificó teniendo en cuenta las descripciones de Grande y Bemis (1998).
  - *Caturus furcatus*: se recodificó mediante observación directa del material (BSPG AS VII 263, JM SOS 3049, JM SOS 3365, JM SOS 3448, JM SOS 3365, JM SOS 3034, JM SOS 3057, MBf. 1381, SMNS 80144/23, SMNS 80440/50, SMNS 86901/37, SMNS 95361/3, SMNS 95361/8) y teniendo en cuenta las descripciones de Lambers (1992) y de Grande y Bemis (1998).
  - *Watsonulus eugnathoides*: se recodificó en base a las descripciones de Lehman (1952) y Olsen (1984).
  - *Lepidotes* sp.: se recodificó teniendo en cuenta la matriz de datos de López-Arbarello (2012).
  - *Semionotus elegans*: se recodificó teniendo en cuenta los análisis y codificaciones realizadas por López-Arbarello (2012).



- *Lepisosteus platostomus*: se recodificó teniendo en cuenta las descripciones de Grande (2010).
- *Pholidophorus bechei*: fue recodificado en base a las descripciones de Arratia (2000).

De los 152 caracteres utilizados en el análisis, 120 son binarios, mientras que los 24 restantes son multiestado; 12 de los multiestado se usaron ordenados (véase: Capítulo 5).

### **2.7.2. Estrategia de búsqueda de árboles**

El análisis filogenético fue realizado bajo el criterio de Máxima Parsimonia, no se asignó un peso diferencial a los caracteres (Farris 1983, 2008). El análisis de parsimonia se realizó con el programa TNT versión 1.1 (Goloboff *et al.* 2003).

Los parámetros tenidos en cuenta para la búsqueda heurística fueron: 1000 réplicas de árboles de Wagner seguidas del algoritmo de recombinación y arreglo de ramas TBR (*Tree-Bisection-Reconnection*) guardando 10 árboles por réplica y colapsando aquellas ramas de longitud cero (regla 1 de Coddington y Scharff 1994). Finalmente se realizó una ronda de TBR sobre los árboles más parsimoniosos encontrados en las réplicas.

Por otro lado, a modo comparativo y exploratorio, se realizó el mismo análisis de parsimonia tratando a los caracteres multiestado como no ordenados. Los resultados de los análisis pueden consultarse en el Capítulo 5 y en el Tomo II en la sección correspondiente, los cladogramas hallados.

### **2.7.3. Exploración de datos y medidas de soporte**

Se calcularon el índice de consistencia (CI, Kluge y Farris 1969) y el índice de retención (RI, Farris 1989) para todos los árboles y para los caracteres más parsimoniosos (AMP). El soporte de los nodos fue calculado mediante el índice de Bremer (Bremer 1988), Bootstrap (Felsenstein 1985) y Jackknife (Farris *et al.* 1996).

## **2.8. Imágenes**

Las fotografías e ilustraciones fueron tomadas y realizadas por la autora. Se tomaron fotografías con el objeto de documentar las distintas etapas de preparación de los materiales. Se utilizaron las siguientes cámaras fotográficas: Canon® Eos 1000D, Canon® Rebel T2i, Canon® PowerShot IS 110 y Canon® PowerShotG10, esta última acoplada a la lupa binocular Zeiss® Stemi 2000-C. En las cámaras réflex (Eos 1000D y Rebel T2i), se utilizó lente macro Canon® EF 50 mm f/2.5.

Los dibujos de línea fueron realizados por la tesista basándose en las fotografías como así también bajo microscopio estereoscópico (Leica® Wild M28, Leica® M80, Leica® MS5) con cámara lúcida incorporada. Se contó con la asistencia del Lic. Luciano L. Rasia para la elaboración de algunos dibujos, los cuales están debidamente identificados en las figuras correspondientes. Se utilizó una tableta digitalizadora Wacon modelo Bamboo Fun©. Todos los dibujos y fotografías fueron optimizados bajo programas de computación (Adobe Illustrator© CS5y CS6, CorelDraw© 15 y Photoshop© CS5 y CS6).

Los dibujos relativos a perfiles y mapas fueron realizados por la autora. La optimización de los perfiles y mapas fue hecha con los programas Adobe Illustrator CS5 y CS6 y CorelDraw 15.

La tesis contiene un total de 163 figuras compuestas por fotografías e ilustraciones y 4 apéndices (contenidas en el tomo II). El tomo I contiene 2 tablas.

### **2.8.1. Listado de las figuras y apéndices**

Las figuras contenidas en la presente tesis, los apéndices con las medidas, matriz de datos y listado de materiales consultados (Apéndices A, B, C y D) están incluidos en el Tomo II. Todas las figuras se encuentran separadas por capítulo el cual está señalado en el encabezado de página como también en el epígrafe de la figura.

---

## Capítulo 3

---

# CONTEXTO GEOLÓGICO



### 3.1. Introducción

Los peces objeto de estudio de esta tesis han sido hallados en sedimentitas del Jurásico Superior (152-145 Ma). El Jurásico (201-145 Ma) corresponde a la parte media de la Era Mesozoica (252-66 Ma) cuyo nombre alude a la condición “intermedia” de su biota respecto de la fauna “antigua” o Paleozoica y la “moderna” o Cenozoica (Benedetto 2010). Durante el Mesozoico ocurrieron eventos geológicos y biológicos muy significativos. Quizás el evento más ampliamente difundido sea la aparición y apogeo de los dinosaurios aunque cabe resaltar que se originaron otras formas sumamente interesantes e importantes como ser reptiles marinos, pterosaurios, aves, mamíferos y por supuesto peces. Los peces en general no han recibido tanta atención por parte de la literatura de divulgación a pesar de haberse originado formas asombrosas como por ejemplo los grandes paquicórmidos filtradores.

Geológicamente, el Mesozoico estuvo dominado por eventos que desencadenaron en la fragmentación y posterior dispersión de los continentes. Desde el punto de vista estratigráfico, esta ruptura (fragmentación) de los continentes produjo grandes cuencas extensionales que fueron rellenándose, en un principio, por sedimentos de origen continental. Pero que posteriormente fueron invadidas por el mar debido a un importante ascenso del nivel del mar que tuvo características globales. La fragmentación de los continentes puso fin al megacontinente Gondwana y las piezas que una vez lo constituyeron se desmembraron y migraron durante el Mesozoico, desarrollándose la separación de África y América del Sur en el Cretácico Tardío.

Desde el punto de vista biológico, durante el Jurásico y Cretácico gran parte de los nichos ecológicos estaban ocupados. En los mares había organismos epifaunales, infaunales y pelágicos. Cada categoría agrupaba organismos suspensívoros, herbívoros, detritívoros y carnívoros. Los ecosistemas marinos bentónicos estaban dominados por bivalvos, gastrópodos, equinodermos, corales, briozoos, anélidos y crustáceos (Benedetto 2010). En el Jurásico Medio, se produjo la radiación de los corales lo que llevó a el desarrollo de arrecifes

complejos que para su constitución interactuaban con otros organismos (esponjas, algas y bivalvos rudistas) (Leinfelder 1994).

Entre los organismos nectónicos, los amonites fueron muy abundantes y diversos. La radiación de los amonites tuvo lugar en el Jurásico Temprano y el grupo mantuvo su diversidad hasta el Cretácico Tardío. Como eran formas nadadoras que además podían y efectivamente eran, arrastrados por las corrientes marinas, alcanzaron una amplia distribución geográfica que únicamente se veía condicionada por la temperatura del agua. Esto, sumado a que tenían una tasa de cambio evolutivo elevada, hizo que los amonites resultaran de suma utilidad desde el punto de vista bioestratigráfico. De este modo en el Jurásico se cuentan más de 60 biozonas y en la Cuenca Neuquina de Argentina se reconocieron cerca de 40 (Riccardi *et al.* 1989). Los principales componentes del plancton marino mesozoico fueron cocolitofóridos, foraminíferos, calpionélidos y tintínidos (Benedetto 2010).

Entre los vertebrados que dominaban los mares se encontraban una gran variedad de peces cartilaginosos y óseos así como también una amplia variedad de reptiles marinos (plesiosaurios, ictiosaurios, mosasaurios y cocodrilos).

En el continente, la vegetación estaba dominada por grandes coníferas encontrándose también helechos arborescentes, ginkgoales, benetiales y cicadales. La apertura del Atlántico Sur y las consecuentes inundaciones del continente provocaron un aumento en la humedad condición que favoreció la aparición de las angiospermas. Asimismo, en lo que respecta a los vertebrados, durante el Jurásico y Cretácico se produjo una diversificación de los mamíferos, muchos de los cuales se extinguieron en el Cretácico Tardío (pantoterios, simetrodontos, triconodontos), mientras que las formas modernas (marsupiales y placentarios), se originaron justamente en ese lapso temporal (Rougier 1996).

La ictiofauna objeto de estudio de este trabajo de tesis proviene de sedimentos marinos del Jurásico Tardío de las formaciones Vaca Muerta (Weaver 1931) y Picún Leufú (Leanza 1973) ambas emplazadas dentro de la Cuenca Neuquina.

La Cuenca Neuquina reviste importancia y destaca por varias razones entre las que se pueden mencionar:

- Contiene un registro sedimentario marino casi continuo del Jurásico y gran parte del Cretácico con lo cual se pueden estudiar por ejemplo los cambios eustáticos, la tectónica reinante en cada momento y los distintos regímenes depositacionales.
- Las facies marinas contienen uno de los registros de amonites más completo del mundo lo cual permitió establecer un esquema bioestratigráfico de alta resolución.
- Los niveles marinos contienen una variada fauna de vertebrados marinos entre los que destacan los peces y reptiles.
- Los niveles continentales del Cretácico Superior son importantes desde el punto de vista paleontológico encontrándose representados peces, dinosaurios, mamíferos y otros tetrápodos.
- Desde el punto de vista económico reviste importancia ya que representa la mayor cuenca productora de hidrocarburos de Sudamérica austral.

La geología y paleontología de la Cuenca Neuquina han sido objeto de estudio por innumerables científicos desde que se perforaron los primeros pozos petrolíferos a principios del 1900 (Benedetto 2010).

La Cuenca Neuquina tiene forma triangular (Figura 3.1) y se localiza al este de la cadena andina (Digregorio *et al.* 1984). Ubicándose en el sector centro - oeste de Argentina y en el centro de Chile. Durante el mesozoico, la Cuenca Neuquina constituyó un área subsidente. El relleno correspondiente a la primera etapa de rift (Retiano-Sinemuriano), incluido en el Ciclo Precuyano, se desarrolló como un conjunto de depocentros aislados entre sí. Los depósitos involucran una serie de unidades litoestratigráficas depositadas en diferentes sectores de la cuenca (Formaciones Lapa, Piedra del Águila, Sañicó y Cordillera del Viento, entre otras; Riccardi y Gulisano, 1990; Legarreta y Uliana, 1996; Franzese y Spalletti, 2001; Llambías *et al.*, 2007). Se trata de un ciclo eminentemente continental desarrollado sobre un sustrato ígneo-metamórfico del Paleozoico Superior o sobre una secuencia volcánica del Pérmico Superior-Triásico Inferior (Leanza, 1990; Franzese, 1995; Franzese y Spalletti, 2001). El segundo episodio extensional (Pliensbachiano - Toarciano) consistió en el desarrollo de depocentros más integrados entre sí que registran depósitos de ambiente marino

silicoclástico y marca la transición de la fase de sinrift a la de postrift (Vergani *et al.*, 1995).

En Argentina, la Cuenca Neuquina se desarrolla entre los 32° y 40°S principalmente en la provincia del Neuquén penetrando también en las provincias de Mendoza, Río Negro y La Pampa. Desde el Jurásico Superior la Cuenca Neuquina estuvo conectada con las cuencas chilenas de Chañarcillo y Aconcagua (Benedetto 2010).

Los sedimentos cubren un área de aproximadamente 120.000 km<sup>2</sup> (Yrigoyen 1991) y comprenden un espesor continuo de más de 4000 m cuyo rango de edad abarca desde el Triásico Tardío al Cenozoico Temprano. La sucesión sedimentaria comprende depósitos continentales y marinos; los cuales se diferencian en silicoclásticos, carbonáticos y evaporíticos (Howell *et al.* 2005).

En la Cuenca Neuquina se reconocen fácilmente dos sectores: el septentrional localizado en el sector andino y orientado en sentido norte – sur y el meridional al sur de los 37°S donde la cuenca se amplía hacia el este - sudeste (antepaís) conformando el denominado engolfamiento neuquino (Digregorio 1972, Digregorio y Uliana 1980, Legarreta y Uliana 1996). Sin embargo, en el extremo norte de la cuenca, un cinturón angosto se extiende a lo largo del eje de la Cordillera de los Andes hasta los 31°S, en la Provincia de San Juan, este sector ha sido denominado Cuenca Aconcagua (Gulisano y Gutiérrez Pleimling 1994).

El engolfamiento neuquino es el sector donde se encuentran la mayor parte de los depósitos sedimentarios mesozoicos. En este sector de la cuenca, los depósitos exhiben poca o nula deformación (Howell *et al.* 2005). Contrariamente, el sector oeste estuvo sometido a fuerte deformación durante el Cretácico Tardío - Cenozoico, lo que condujo a la formación de pliegues orientados en dirección norte - sur y cinturones de fallas (*thrust belts*) que proveen excelentes afloramientos de sucesiones mesozoicas (Howell *et al.* 2005).

La Cuenca Neuquina de Argentina representa uno de los reservorios de hidrocarburos más importantes de Sudamérica (D'Elia *et al.* 2012). Está limitada por el arco volcánico al oeste y por dos áreas mesocatónicas, el Sistema de Sierra Pintada al noreste y el Macizo Nordpatagónico al sudeste (Howell *et al.* 2005) (véase: Figura 3.1).

La edad de los sedimentos portadores de los peces estudiados en esta tesis es Jurásico Tardío más precisamente Titoniano Medio – Tardío. El piso “Titoniano” fue originalmente definido por Albert Oppel (1865) en sedimentitas de la región Mediterránea, basándose únicamente en los registros bioestratigráficos de la zona (Gradstein *et al.* 2012). Oppel (1865) no especificó límites para su “Titoniano” ni referenció secciones. La base del Titoniano de Oppel fue determinado en el techo de la biozona de *Aulacostephanus exodus*, que puede ser reconocido en las provincias faunísticas Sub-Boreal y Sub-Mediterranea (Gradstein *et al.* 2012). Oppel (1865) listó varias localidades europeas entre las que se pueden mencionar las calizas litográficas de Solnhofen, Eichstätt y Nusplingen, portadoras de ricas faunas de peces (Schweigert 2007). Sin embargo, estas localidades representan parte de lo que Quenstedt (1856-1858) denominó *Weißjura zeta*, esta unidad abarca un rango estratigráfico muy amplio con lo cual algunas de las determinaciones y correlaciones efectuadas por Oppel fueron incorrectas. Consecuentemente, Schweigert (2007) menciona la necesidad de realizar un estudio bioestratigráfico de alta resolución basado en amonites para poder correlacionar y datar con más precisión las rocas del Jurásico europeo.

Actualmente existe un acuerdo general respecto de que el Titoniano debería comenzar con la biozona de *Hybodonotum* sin embargo el límite exacto de la frontera entre el Kimmerigdiano y Titoniano permanece siendo objeto de debate (Schweigert 2007).

Hasta 1946, los sedimentos del Jurásico de la región andina de Argentina fueron usualmente divididos y nominados de acuerdo con las divisiones estratigráficas reconocidas en Europa. Se usaron denominaciones locales para diferenciar estratos caracterizados por una litología particular o por el contenido fósil (Riccardi y Gulisano 1990). Esto cambió posteriormente.

### **3.1.2. Antecedentes**

Los primeros trabajos geológicos realizados en la Cuenca Neuquina comprendían estudios de estratigrafía regional, bioestratigrafía y geología estructural. Desde los primeros estudios estratigráficos a cargo de Bodenbender



(1892), se supo que el registro sedimentario del Jurásico y Cretácico no era continuo. Fue a causa de los trabajos efectuados por Windhausen (1914) y Keidel (1917, 1925) en el sector de la Dorsal de Huincul que se identificaron por primera vez movimientos diastróficos denominados clásicamente Intermálmicos e Intercretácicos, estos movimientos determinaban discordancias en los afloramientos (Leanza 2009). Años más tarde, Weaver publicó dos trabajos acerca de la geología de la Cuenca Neuquina, el primero, publicado en 1927, es un estudio estratigráfico y paleontológico de la Formación Roca. El segundo trabajo, una obra de mayor envergadura, que fuera publicada en 1931, en donde el autor analiza la estratigrafía y paleontología de los sedimentos del Jurásico Inferior al Cretácico Superior. Weaver, describió la sucesión sedimentaria de los Grupos Cuyo, Lotena, Mendoza, Bajada del Agrio, Neuquén y Malargüe. Denominó unidades litoestratigráficas jurásicas y cretácicas (Formaciones Los Molles, Las Lajas, Lotena, Auquilco, Vaca Muerta, Quintuco, Mulichinco y Agrio). Groeber (1929) reconoció y nominó los Ciclos Jurásico, Ándico y Riográndico. Posteriormente, Groeber (1946) introdujo una nomenclatura uniforme y práctica que se ajustaba a las reglas internacionales. Dividió al Jurásico de los Andes en tres secciones diferenciadas por la fauna que contenían, las facies y la distribución regional. A la sección inferior la denominó Cuyano, la intermedia Loteniano (siguiendo la denominación de Weaver [1931]) y la superior Chacayano. Cada una de estas secciones representaban subciclos y coincidían con discordancias de orden mayor (Leanza 2009). La identificación de las discordancias fue de suma utilidad para los geólogos petroleros que se encontraban desarrollando trabajos en la Cuenca Neuquina desde 1797. Así a partir de la década del 40 se comprendió que las discordancias podían favorecer el hallazgo de hidrocarburos en trampas estratigráficas. Baldwin (1942) identificó en base a datos de superficie y subsuelo cinco discordancias. Los conceptos y el establecimiento de discordancias fue abordado años más tarde por Stipanovic y Rodrigo (1968, 1970) y Stipanovic (1969). Se definieron diferentes estilos estructurales (ver: Ramos 1978; Feehan 1984; Ploszkiewicz *et al.* 1984) y se redefinieron y actualizaron los esquemas bioestratigráficos (véase: Riccardi *et al.* 1971; Leanza 1973, 1980; Leanza *et al.* 1978; Riccardi 1983; Aguirre-Urreta *et*

*al.* 1999). Hubo un amplio desarrollo de esquemas de secuencias sísmicas regionales (véase: Gulisano *et al.* 1984; Mitchum y Uliana 1985; Legarreta y Gulisano 1989; Legarreta y Uliana 1996, 1999; Legarreta *et al.* 1993).

Legarreta y Giulisano (1989) presentaron una caracterización de la Cuenca Neuquina donde agruparon los sedimentos en Supersecuencias y Mesosecuencias de acuerdo a las ideas previas de Mitchum *et al.* (1977). Más tarde, Riccardi y Gulisano (1992), dieron a conocer unidades limitadas por discontinuidades y emplearon la división en Sintemas, Subsintemas y Miosintemas de acuerdo a la concepción de Chang (1975). El reconocimiento de las discordancias fue importante ya que permitió el ordenamiento y correlación de las unidades, pudiendo acotarlas en la columna estratigráfica y consecuentemente establecer el reconocimiento de la evolución tectosedimentaria de la Cuenca Neuquina (Leanza 2009).

### **3.2. Evolución geodinámica y unidades litoestratigráficas de la Cuenca Neuquina**

La Cuenca Neuquina se originó en el Triásico Tardío como resultado de un régimen extensional (ver más abajo). Durante este período, los eventos extensionales fueron subsiguientemente colmatados por depósitos volcanoclásticos y continentales. Con el crecimiento del arco magmático de los Andes, la estructura devino en cuenca de retroarco (*backarc*) y los depósitos sedimentarios, que fueron extensos, tenían carácter marino (Howell *et al.* 2005). Durante el Cretácico Tardío hubo una aceleración de la placa convergente que produjo la inversión parcial y el desarrollo de un sistema de fallas. Asociado a esto hubo un cambio progresivo en la sedimentación que evolucionó de marina a continental (Figura 3.2). La evolución de la Cuenca Neuquina está íntimamente asociada al desarrollo de los Andes Neuquinos y a la subducción de la placa del Pacífico (Ramos y Folguera 2005). La evolución geodinámica de la Cuenca Neuquina puede resumirse en tres etapas: 1) la etapa inicial de rift, 2) la etapa de post-rift y 3) la etapa de antepaís.

A continuación se detallan brevemente las tres etapas de evolución y desarrollo de la Cuenca Neuquina (para mayor información pueden consultarse por ejemplo: Legarreta y Uliana 1999, Leanza y Hugo 2001, Howell *et al.* 2005):

- **Etapas de rift** (Triásico Tardío – Jurásico Temprano): antes del comienzo de la subducción del margen oeste de Gondwana, el sector estuvo caracterizado por un sistema de fallas transcurrentes (régimen extensional) con la formación de depocentros angostos y aislados (Franzese y Spalletti 2001). En este intervalo temporal se registra la primera ingresión marina con depósitos marinos someros, de plataforma externa y marinos profundos. En esta etapa de rift se registran episodios de sin-rift (*syn-rift*) con formación de grábenes y hemigrábenes con etapas posteriores de subsidencia termal (*sag*). Los depósitos que caracterizaron esta etapa fueron aluviales, fluviales y lacustres (Benedetto 2010), intercalados con depósitos volcánoclasticos (subaéreos y/o subacuáticos), depósitos deltaicos de grano grueso que culminaron en un episodio marino regionalmente muy extendido con facies pelíticas ricas en contenido orgánico (Formación Molles). Este intervalo, desde el punto de vista estratigráfico, comprende el Ciclo Precuyano - Cuyano (Pazos 2009).

El comienzo de la etapa regresiva se evidencia por la presencia de depósitos deltaicos (Formación Lajas), que culmina con la desecación de la cuenca representada por depósitos evaporíticos (Formación Tábanos).

- **Etapas de post-rift** (Jurásico Temprano – Cretácico Temprano): esta etapa se inició con el hundimiento termal y subducción activa asociada a la evolución del arco magmático a lo largo del margen oeste de Gondwana (Franzese *et al.* 2003). La subsidencia en el retroarco condujo a la expansión e ingresión del mar desde el Proto - Pacífico a través de brazos o canales desarrollados entre los arcos volcánicos (Spalletti *et al.* 2000, Benedetto 2010). Esto produjo una invasión de los depósitos marinos en dirección al antepaís y la formación del engolfamiento neuquino posicionado hacia el retroarco (Benedetto 2010). La sedimentación, netamente marina, estaba controlada por efectos combinados (i.e. cambios en el rango de subsidencia, elevación localizada y oscilaciones en el nivel eustático del mar); lo cual se ilustra en la Figura 3.2. La etapa de post-rift se encuentra representada por potentes sucesiones referidas a los Grupos Cuyo, Lotena, Mendoza y Rayoso.

Inicialmente la sedimentación estuvo fuertemente influenciada por la topografía y posteriormente comenzó la fase evolutiva más importante de la Cuenca

Neuquina (Howell *et al.* 2005). Se formó una cuenca de retroarco (*backarc*) (Grupo Lotena) compuesta por la alternancia de facies silicoclásticas y carbonáticas que culminan en un evento evaporítico en el Jurásico Tardío (Oxfordiano) (Formación o yeso Auquilco). El inicio de la etapa de antepaís está marcado por una discordancia regional y el desarrollo de facies continentales (Formación Tordillo). El intervalo Titoniano - Berriasiano está representado por las formaciones Formación Vaca Muerta (Weaver 1931) y Picún Leufú (Leanza 1973) reunidas en el denominado Grupo Mendoza. La Formación Vaca Muerta (Titoniano Inferior - Titoniano Inferior medio), está ampliamente expuesta en la Cuenca Neuquina y consiste en facies marinas profundas dominadas por pelitas negras y margas depositadas en ambiente marino (Legarreta y Uliana 1991). Por otro lado, la Formación Picún Leufú (Titoniano Medio - Berriasiano Inferior) está bien desarrollada a lo largo del margen sureste de la cuenca (=carbonatos de plataforma de Legarreta y Uliana 1991) y representa las facies marinas someras. Los sedimentos que la componen constan de carbonatos y sedimentos silicoclásticos amarillentos o verdosos (Armella *et al.* 2007). Las facies carbonáticas han sido interpretadas como cortejos de mar alto (*highstand system tract*) (Leanza y Hugo 1997, Armella *et al.* 1999, Spalleti *et al.* 2000). Sobre la Formación Picún Leufú se deposita la Formación Bajada Colorada (Berriasiano Superior - Valanginiano), la cual se compone de sedimentos fluvio deltaicos (Armella *et al.* 2007). El techo de estos depósitos cuenta con buenos controles bioestratigráficos (véase: Aguirre-Urreta y Rawson 1997, Aguirre-Urreta *et al.* 2005, 2007).

En el Cretácico Temprano, se produjo un drástico descenso del nivel del mar (más de 100 metros), hecho que se observa en la base de la secuencia sedimentaria y que corresponde a los miembros Troncoso y Avilé. Los mismos constan de depósitos eólicos que se solapan con depósitos marinos de profundidad (Veiga *et al.* 2002, Veiga *et al.* 2005), atribuidos a la caída del nivel del mar en el Pacífico que separó a la Cuenca Neuquina del mar abierto. Los depósitos principalmente continentales (Formación Huitrín) presentan un intervalo marino carbonático (Miembro La Tosca), que es precedido por evaporitas. Estas facies ponen en evidencia un gradual aumento de la aridez. Este

cambio climático podría deberse a condiciones globales o bien a condiciones topográficas particulares. Posteriormente tuvo lugar una nueva ingresión marina que seguramente haya sido producto de un ascenso eustático a nivel global en el Aptiano (Benedetto 2010). Esta última ingresión de la etapa de post-rift fue cubierta por sedimentos continentales correspondientes a los Grupos Bajada del Agrio y Neuquén (Pazos 2009).

- **Etapas de antepaís** (Cretácico Tardío – Cenozoico): este intervalo se caracteriza por una transición a condiciones de somerización. El arco magmático fue sitio de emplazamiento de grandes batolitos produciéndose la migración del mismo hacia el antepaís. Se observa una profunda zona de subducción que resultó en la compresión y subsidencia flexural. Los sistemas depositacionales estaban fuertemente controlados por un régimen compresivo. La fase final del tectonismo en los Andes produjo el levantamiento y plegamiento en la zona oeste de la Cuenca Neuquina y la consecuente deposición de una potente secuencia continental (Legarreta y Uliana 1991, 1999). Hacia el final del Cretácico las tasas de propagación del Atlántico Sur, así como la reorganización de la placa del Pacífico y la disminución en el ángulo de subsidencia, resultaron en el desarrollo de un régimen compresivo que causó la inversión de las estructuras extensionales previamente desarrolladas, haciendo que la Cuenca Neuquina se volviera una cuenca de retroarco (Vergani *et al.* 1995, Tankard *et al.* 1995, Pángaro *et al.* 2002 y Veiga *et al.* 2002). Los cambios afectaron la forma y el tamaño de la cuenca conjuntamente con la migración al este de los depocentros (Legarreta y Uliana 1991, Franzese *et al.* 2003, Howell *et al.* 2005). En el Cretácico Tardío la sedimentación continental estaba ampliamente distribuida en la Cuenca Neuquina (Formación Rayoso y Grupo Neuquén). Hacia fines del Cretácico más terminal (Maastrichtiano), el nivel eustático ascendió produciéndose una nueva ingresión marina desde el Atlántico que depositó sedimentos marinos de plataforma (Formación Roca), distribuida en grandes áreas dentro de la Cuenca Neuquina (Barrio 1990). Recientemente se ha interpretado que esta ingresión marina se extendió más al oeste de lo que fuera mencionado en trabajos previos y que además fue coetánea con la existencia de volcanismo explosivo (véase: Aguirre-Urreta *et al.* 2008).

La ictiofauna marina jurásica objeto de estudio se encuentra representada en las siguientes localidades (véase: Fig. 1.1 [Capítulo 1]):

<b>Plaza Huincul</b> [Fm. Vaca Muerta]	<b>Los Catutos</b> [Fm. Vaca Muerta]
<b>Arroyo Picún Leufú</b> [Parte inferior de la Fm. Picún Leufú]	<b>Yesera del Tromen - Pampa Tril</b> [Fm. Vaca Muerta]
<b>Cerro Lotena</b> [Fm. Vaca Muerta]	<b>Mina La Valenciana</b> [Fm. Vaca Muerta]
<b>Cajón de Almanza</b> [Fm. Vaca Muerta]	

La mayor diversidad de peces se encuentra en la localidad Los Catutos (= Cerritos Caracoles de Armella *et al.* 2007), muy cerca de la ciudad de Zapala (15 km al noroeste), en la provincia del Neuquén. De este modo, la mayor parte de los ejemplares estudiados en esta tesis provienen de las denominadas calizas litográficas o Miembro Los Catutos de la Formación Vaca Muerta que afloran en la comarca de Los Catutos, Cantera El Ministerio, Zapala, provincia del Neuquén (Figuras 3.3 y 3.6).

A continuación se introducirá al lector a la geología y ambientes de depositación de las Formaciones Picún Leufú y Vaca Muerta, haciendo posteriormente referencia especial al Miembro Los Catutos.

### 3.3. Formación Picún Leufú (calizas micríticas, limolitas y arcilitas)

La Formación Picún Leufú fue descrita por Leanza (1973). Se dispone en concordancia entre la Formación Carrín Curá y la Formación Bajada Colorada. Su localidad tipo se ubica en el cruce de la ruta nacional 40 con el arroyo Picún Leufú en la parte centro occidental de la Hoja Picún Leufú (Leanza y Hugo 1997).

La Formación Picún Leufú se caracteriza por la presencia de potentes bancos de caliza micrítica de color blanco amarillento con estratificación tabular gruesa o bien conformando estructuras sigmoides que representan barras litorales (Leanza *et al.* 2003). Las calizas están intercaladas con arcilitas y limolitas con variaciones que van desde micritas arcillosas a arcillas micríticas, encontrándose representadas, aunque en menor cantidad, subesparitas y esparitas con diferentes aloquímicos (oolitas, nódulos, interclastos, restos fósiles

y calciesferas), coquinas, limolitas, areniscas y escasas dolomías (véase: Leanza *et al.* 1978). En el tramo superior de la secuencia se desarrollan limolitas y margas verdes formando fajas que son muy similares a las de la formación infrayacente (Fm. Carrín Curá).

Los afloramientos más fosilíferos de la Formación Picún Leufú se encuentran en las localidades de Fortín 1° de Mayo y arroyo de Los Trozos (Leanza *et al.* 2003). Entre los invertebrados se han hallado bivalvos (por ejemplo: *Anditrigonia frenguelli*, *Trigonia fortinensis*, *Steinmanella erycina*), equinodermos (*Stromechinus*, *Pygurus* y *Hemicidaris*) conjuntamente con corales y vermes.

*Ambiente.* Según la litología y el contenido faunístico (bivalvos trigónidos, equinodermos, corales y vermes) Leanza *et al.* (2003) suponen que el ambiente habría sido marino de aguas templado-cálidas, poco profundas, bien oxigenadas y de energía dinámica alternante entre moderada y baja. Constituyendo una plataforma carbonática en la región sudoriental de la Cuenca Neuquina (Legarreta y Uliana 1991). Por otro lado, la presencia de barras litorales en el tramo calcáreo de la unidad sugiere la presencia de islas de barrera (Leanza *et al.* 2003).

*Edad.* De acuerdo con la fauna de amonites hallada en las calizas de la Formación Picún Leufú y mediante su correlación con la comarca de cerro Lotena (Leanza 1980) se pudo inferir una edad Titoniano medio alto en correspondencia con la zona de *Windhausiseras internispinosum* y Titoniano superior en correspondencia con las zonas de *Corongoceras alternans* y *Substeueroceras koeneni* abarcando posiblemente el Cretácico Inferior, más precisamente el Berriasiano inferior (Leanza 1973).

### **3.4. Formación Vaca Muerta (pelitas, margas bituminosas, calizas)**

La Formación Vaca Muerta fue descrita por Weaver (1931) como “*Tithonian strata*” constituidos por “*dark gray calcareous shales*” o pelitas calcáreas grises oscuras. Sin embargo no sólo hay pelitas grises sino también calizas, predominando arcilitas micríticas, micritas arcillosas y micritas, con gran cantidad de materia orgánica (Leanza y Hugo 2001). La tonalidad de las rocas que



la componen varía entre castaño oscuro, ocre y amarillentas. La parte inferior de la Formación Vaca Muerta presenta concreciones (bochones) calcáreos con gran distribución regional en la Cuenca Neuquina (Leanza y Hugo 2001). La Formación Vaca Muerta posee una muy bien estudiada fauna de amonites, distinguiéndose las siguientes biozonas: *Virgatosphinctes mendozanus*, *Pseudolissoceras zitteli* y *Windhausenicerias interspinusum* (Leanza y Hugo 2001).

La localidad tipo de la formación se designó en la pendiente occidental de la sierra de la Vaca Muerta, en donde la Formación Vaca Muerta tiene amplia distribución y excelentes afloramientos (Leanza 1973: 121).

La Formación Vaca Muerta se dispone en concordancia sobre la Formación Quebrada del Sapo y es cubierta por la Formación Picún Leufú. Hacia el sur, exhibe lenguas de areniscas verdosas atribuidas a la Formación Carrín Curá (Leanza *et al.* 1978, Legarreta y Uliana 1999). Estas areniscas fueron interpretadas como cortejos sedimentarios de mar bajo (*lowstand system tracks*) (Leanza 1993) o bien como una “desalinización” del sistema (Legarreta y Uliana 1999).

La Formación Vaca Muerta aflora desde el Cerro Picún Leufú contorneando el flanco sur del anticlinal homónimo y continúa sin interrupciones hasta llegar al cerro Currún Charahuilla (Leanza 1993). En las cercanías de Zapala (sector de interés de esta tesis), los depósitos de calizas litográficas de la Formación Vaca Muerta fueron identificadas como Miembro Los Catutos por Leanza y Zeiss (1990), mientras que las areniscas intercaladas con pelitas presentes en el área de Cerro Mocho y Mulichinco corresponden al recientemente denominado Miembro Huncal (Leanza y Hugo 2001).

Sobre la base del análisis paleontológico, Leanza (1993) propuso que la parte sur de la Formación Vaca Muerta se depositó desde el Titoniano Temprano alto (Zona de *Virgatosphinctes mendozanus*) al Titoniano Medio (Zona de *Pseudolissoceras zitteli* y *Aulacosphinctes proximus*). En tanto que en la zona de Mallín Quemado, alcanzaría el Berriasiano Temprano y en Cerro Mocho y Mulichinco se desarrolla hasta el Valanginiano Temprano (Leanza 1973).

En el área de Los Catutos, el intervalo Titoniano - Berriasiano está representado por depósitos marinos de profundidad (*offshore*), las denominadas,



calizas litográficas del Miembro Los Catutos, cuya edad es Titoniano Medio. El Miembro Los Catutos se encuentra empaquetado dentro de los sedimentos de la Formación Vaca Muerta y están cubiertos por sedimentos carbonáticos de la Formación Picún Leufú (Leanza y Zeiss 1990) (Figura 3.4). Aflora en la región homónima, ubicada en las cercanías de la ciudad de Zapala. Estructuralmente, sus depósitos se encuentran en el extremo sur del flanco este del anticlinal de la sierra de la Vaca Muerta (Lambert, 1956). Localmente, las capas muestran un amplio sinclinal que hacia el noreste se continúan en un anticlinal en cuyo flanco este se sitúa la Cantera El Ministerio, localidad tipo del Miembro Los Catutos (Leanza y Zeiss 1990).

*Ambiente.* La Formación Vaca Muerta se depositó en un ambiente marino alejado de la costa (*offshore*), escasamente oxigenado y con alto contenido de materia orgánica (Leanza 1993, Leanza y Hugo 2001). Las condiciones del agua habrían sido templado – cálidas (Leanza 1993), y habrían estado circundadas por un cinturón nerítico sometido a sedimentación de tipo carbonática y terrígena (Legarreta y Uliana 1999). Las facies calcáreas de plataforma están compuestas por apilamientos de biostromas dominados por moluscos, calizas oolíticas y estromatolíticas que en algunos sitios contienen nódulos evaporíticos. Se encuentran también depósitos calcáreos de tipo *plattenkalk* (= calizas lajosas) (Legarreta y Uliana 1999 p. 409).

### **3.4.1. Miembro Los Catutos** (Figura 3.4 - 8)

El Miembro Los Catutos fue definido por Leanza y Zeiss (1990) para el conjunto conformado por calizas bioclásticas micríticas y pelloides, intercaladas entre margas y pelitas que afloran en las cercanías de la ciudad de Zapala. Las calizas poseen estratificación plano paralela fina y son de color blanco amarillento, aunque los cortes sin meteorizar exhiben una tonalidad gris azulina oscura (Leanza y Hugo 2001).

El Miembro Los Catutos aflora en varias canteras de caliza para producción de cemento o piedra laja, en correspondencia con la estructura sinclinal del cerro Pichi Moncol (véase: Figura 3.5). Entre las canteras más importantes se pueden mencionar a El Pozo, Pichi Moncol, Loma Negra y El

Ministerio. Al norte del Arroyo Covunco la unidad aflora en la cantera Los Alazanes con dirección a Mallín de los Caballos, al tiempo que se adelgaza progresivamente y desaparece hacia el norte (Leanza y Hugo 2001).

En la localidad tipo (Cantera El Ministerio) (Figura 3.6), los depósitos alcanzan un espesor máximo de entre 70 a 90 metros (Leanza y Zeiss 1990; Armella *et al.* 2008). En esta área, el Miembro Los Catutos es muy fosilífero predominando, entre los vertebrados, los peces (Cione *et al.* 1987) aunque también hay numerosos reptiles (Gasparini en Cione *et al.* 1987). Entre los invertebrados hay un marcado predominio de amonites, distinguiéndose cinco horizontes portadores de amonites, asociados a otros cefalópodos, improntas de cangrejos, rincolitos, cocolitofóridos y algas pardas (Leanza y Zeiss 1990 Leanza y Hugo 2001).

*Edad.* En el Miembro Los Catutos se han distinguido cinco horizontes portadores de amonites, los tres inferiores correlacionables con la biozona de *Windhausenicerias internispinosum*, cuya edad es Titoniano Medio - Titoniano Tardío temprano (Leanza y Zeiss 1990, 1992), aunque el horizonte más inferior podría alcanzar la biozona inmediatamente inferior de *Aulacosphinctes proximus*. El quinto nivel, el más joven podría extenderse hasta el límite Titoniano Medio – Tardío (Scasso *et al.* 2002). Scasso y Concheyro (1999), confirmaron, mediante el estudio de los nanofósiles calcáreos, la edad Titoniano Medio – Tardío, adjudicándolos a la zona NJ20b (Figura 3.7).

#### **3.4.1.1 Perfil Los Catutos: Características generales** (Figura 3.8)

El perfil geológico del Miembro Los Catutos consiste en una alternancia rítmica de calizas y margas que alcanzan, en la sección tipo un espesor de entre 70 a 90 metros. Las calizas, de color castaño amarillento, son masivas o bien exhiben laminación difusa. Se disponen formando bancos delgados [0,3 a 0,4 metros de espesor promedio en cantera Loma Negra (véase: Scasso *et al.*, 2002)], los que pueden alcanzar, hacia el tope de la secuencia, un espesor máximo de 1 metro. Contrariamente, los depósitos margosos son más potentes en la base de la secuencia (0,15-0,20 metros), alcanzando un espesor máximo de 0,5 m en el sector medio del perfil. Dichos depósitos suelen presentar también laminación

interna difusa. Hacia el techo de la secuencia, el espesor de los depósitos margosos disminuye, reduciéndose a pequeñas intercalaciones dentro de los potentes bancos de caliza (Scasso y Concheyro 1999, Scasso *et al.* 2002).

Las calizas se apoyan sobre una secuencia mayormente clástica [la cual está bien expuesta en la Cantera Los Catutos (ver: Scasso *et al.* 2002)] y que está compuesta por pelitas de color chocolate y gris, que en ocasiones llegan a ser margosas. Se observan también, delgadas y esporádicas intercalaciones de margas de color castaño amarillento y gris que suelen presentar fragmentos de amonites (Scasso *et al.* 2002).

Las calizas principales están cubiertas por pelitas verdosas y grandes lentes de margas, que están rellenando formas erosivas labradas sobre las pelitas (paleocanales). Por encima de las pelitas afloran dos bancos duros de calizas intercalados con rocas friables (posiblemente pelitas) (Scasso *et al.* 2002). Las calizas contienen amonites en el techo (*Zapalia*) y en la base (*Djurjuriceras*) que en algunos sectores son muy abundantes.

*Petrografía.* Las calizas y margas pueden clasificarse como pelitas (*mudstones* véase: Dunham 1962). La composición modal de las calizas del Miembro Los Catutos varía entre pelbiomicritas y biopelmicritas (Folk 1959). Según la composición y fábrica interna se han diferenciado 4 tipos principales: Biopelmicritas laminadas, Biopelmicritas macizas, Pelbiomicritas laminadas, Pelbiomicritas macizas (véase: Scasso *et al.* 2002).

*Estructura interna.* Como fuera mencionado más arriba, las calizas y margas del Miembro Los Catutos están finamente laminadas. Dicha laminación consta de una alternancia de láminas claras y oscuras muy delgadas (1-3 mm de espesor), que presentan contactos netos entre si. La geometría es irregular a levemente ondulada, el espesor de las láminas varía lateralmente (similar a una laminación de tipo *flaser*). Las láminas oscuras está enriquecidas en fango micrítico y pelets y suelen ser las de mayor espesor (Scasso *et al.* 2002).

Los bioclastos (i.e. radiolarios, ostrácodos, foraminíferos, espinas de equinodermos, espículas de esponjas, gastrópodos, amonites, bivalvos, pelets, peloides, material terrígeno), pueden ser hallados en las diferentes capas, exhibiendo mayor o menor grado de disolución (Scasso *et al.* 2002).

*Contenido fosilífero.* Entre la fauna hallada en las calizas litográficas del Miembro Los Catutos se pueden mencionar, dentro de los invertebrados, los amonites (p. ej., *Zapalia fascipartita* Leanza y Zeiss, *Catutosphinctes rafaelli* Leanza y Zeiss, *Djurjuriceras catutosense* Leanza y Zeiss), improntas de cangrejos (cf. *Pehuenchica magna* Rusconi), entre la microfauna predominan los organismos planctónicos (principalmente radiolarios y foraminíferos) sobre pocos organismos bentónicos (foraminíferos biseriados, ostrácodos, equinodermos, esponjas y gastrópodos) y en algunos de los bancos de caliza se puede reconocer bioturbación difusa (cf. *Chondrites*) (Scasso *et al.* 2002).

Entre los vertebrados predominan los peces pudiendo mencionarse: Semionotiformes: cf. *Lepidotes* (Cione en Leanza y Zeiss 1990), Halecomorphi: *caturid-like* (Cione en Leanza y Zeiss 1990), Teleostei: Leptolepidae: *Tharsis-like* (Cione en Leanza y Zeiss 1990), Teleostei indet. (esta tesis), Pachycormiformes: Pachycormiformes indet. (Cione en Leanza y Zeiss 1990), Pachycormiformes gen. et sp. nov. A (esta tesis), Pachycormiformes gen. et sp. nov. B (esta tesis), Aspidorhynchiformes: cf. *Belonostomus* (Cione en Leanza y Zeiss 1990), *Belonostomus* nov. sp. B (esta tesis). Entre los reptiles: Chelonia: *Notoemys laticentralis* Cattoi y Freiberg, *Eurysternum (?) neuquinum* Fernández y de la Fuente, Ichtyosauria: *Ophtalmosaurus monocharactus* Appleby (Leanza y Zeiss 1994), Plesiosauria indet. (Leanza y Zeiss 1994), Pterosauria: Petodactyloidea indet. (Leanza y Zeiss 1994), Crocodylia: Metriorhynchidae indet. (Leanza y Zeiss 1994), *Cricosaurus* aff. *C. araucanensis* (Herrera 2012) .

*Ambiente.* Durante el Titoniano - Berriasiano, cuando el nivel del mar era máximo, el “engolfamiento” neuquino era un mar parcialmente cerrado limitado al oeste por un archipiélago volcánico poco elevado conectado al Océano Pacífico (Uliana *et al.* 1999; Spalletti *et al.* 2000). En el Titoniano la localidad de Zapala se habría ubicado a unos 100 km al norte de la costa sudeste del “engolfamiento” neuquino (Scasso *et al.* 2002).

La interpretación del Miembro Los Catutos es diferente según los distintos autores. Para Legarreta y Uliana (1996), las terrazas carbonáticas estuvieron en “sintonía” con los ascensos del nivel del mar. Sin embargo, Spalletti

*et al.* (2000) señalan que el Miembro Los Catutos forma parte de un cortejo sedimentario de mar alto.

Por otro lado, las condiciones anóxicas de los depósitos de la Formación Vaca Muerta fueron atribuidas a un marcado desarrollo de la termopícnoclina, con aguas superficiales oxigenadas, más cálidas y menos densas que las aguas más profundas (Gasparini *et al.* 1997). Spalletti *et al.* (2000), atribuyeron la anoxia a un intercambio con aguas anóxicas provenientes del Pacífico en donde se producía una surgencia oceánica formándose una pequeña capa de oxígeno interceptando la plataforma. Dentro de la Cuenca Neuquina esa surgencia podría haber sido importante en lo que al contexto paleoceanográfico se refiere, ya que en el Titoniano el nivel del mar era elevado y habría existido una franca comunicación entre el “engolfamiento” neuquino y el Proto - Pacífico (Scasso *et al.* 2002). Spalletti *et al.* (2000) definieron un sistema de rampa mixta silicoclástica-carbonática dominada por mareas para el intervalo Titoniano del sur de la Cuenca Neuquina en donde el Miembro Los Catutos se habría depositado en la parte distal, correspondiente a la rampa externa, hecho que es consistente con los ambientes propicios para la formación de ritmitas (Scasso *et al.* 2002). Asimismo la microfauna presente en el Miembro Los Catutos, caracterizada por abundantes radiolarios, foraminíferos y nanoplancton, estarían indicando condiciones de mar abierto en la superficie. El bajo contenido de elementos silíceos (espículas de esponjas) y la baja relación *Nassellaria/Spumellaria* dentro de los foraminíferos, indicaría que la sedimentación fue de plataforma externa (Kießling 1996). Se estima que no existieron corrientes de fondo y que el sepultamiento de los diferentes organismos fue rápido (i.e., se han hallado delicadas mudas de callianásidos) (Aguirre-Urreta y Scasso 1998).

De este modo, las calizas litográficas del Miembro Los Catutos se habrían depositado en condiciones marinas abiertas, en ambientes alejados de la costa de la costa (*offshore*) pero de poca profundidad (entre 30 y 50 metros aproximadamente) (Leanza y Zeiss 1990, Leanza y Hugo 2001), baja energía, pobremente oxigenados y con altas tasas de sedimentación. El Miembro Los Catutos, que aflora en un área reducida de la cuenca, habría ocupado una posición

intermedia entre los depósitos bien oxigenados de la rampa interna y los euxínicos más profundos, por este motivo la sedimentación presenta rasgos de anoxia y disoxia (i.e., capas finamente laminadas, capas masivas bioturbadas y con escasa fauna bentónica) (Scasso *et al.* 2002).

Como fuera mencionado anteriormente las condiciones climáticas habrían sido templado cálidas (evidenciado por la fauna presente) y el aporte clástico habría sido bajo mientras que el aporte de micrita, alto (Leanza y Zeiss 1990, Scasso y Concheyro 1999, Leanza y Hugo 2001).

Por otro lado, la velocidad de sedimentación calculada para el Titoniano medio es de aproximadamente 50 metros cada millón de años, una velocidad elevada para una plataforma carbonática (Scasso y Concheyro 1999). La presencia de tasas de sedimentación altas asociadas a la ausencia de discontinuidades marcadas permitió la ponderación de los ciclos marga-caliza (=ritmitas) del Miembro Los Catutos (Scasso y Concheyro 1999). Se concluyó que el origen de las ritmitas estaría vinculado a cambios climáticos controlados por variaciones en la órbita del planeta (Scasso *et al.* 2002). De igual modo, la ciclicidad mineralógica presente en las ritmitas sería el reflejo de la ciclicidad climática, con lo cual, los niveles margosos se habrían depositado bajo condiciones húmedas que generaron lavado y edafización profunda. Por el contrario, las calizas se habrían depositado en condiciones mas áridas y con menor aporte clástico (Alonso y Scasso 1998; Scasso *et al.* 2002).

### **3.5. Interpretación paleoambiental de otras localidades de la Fm. Vaca Muerta.**

Para el área de Cerro Lotena (Titoniano Inferior) el paleoambiente fue interpretado como templado - cálido y con aguas poco profundas (Leanza 1980, 1993). La abundancia de organismos nectónicos en la parte externa de la cuenca sugiere una buena penetración del sol. Entre los vertebrados hallados se incluyen peces óseos: *Aspidorhynchiformes* (*Belonostomus* nov. sp. A [esta tesis]), *Pachycormiformes* (*Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A [esta tesis]). Como así también condriictios: una espina asignada a *Hybodontidae* indet. (Cione *et al.* 2002). En cuanto a los reptiles, se encontraron organismos de hábitos costeros como tortugas *Notoemys* de la Fuente y Fernández y nadadores como tortugas

*Neusticemys* Fernández y de la Fuente y el pequeño cocodrilo *Geosaurus* Gasparini y Dellapé. Asimismo, se registraron formas de mayores dimensiones, predadoras y nadadoras (*Pliosaurus*, *Liopleurodon*, *Caypullisaurus*) (véase: Gasparini y Fernandez 2005).

En la localidad de Yesera del Tromen - Pampa Tril, donde los depósitos constan de calizas, fangolitas (*mudstones*) laminadas y concreciones (Spalletti *et al.* 1999), los depósitos fueron interpretados como depósitos de rampa marina que incluyen sets carbonáticos y silíceos depositados en un ambiente anóxico (Spalletti *et al.* 1999, 2000). De acuerdo a Spalletti *et al.* (1999) el aislamiento de la cuenca, el bajo relieve y las condiciones secas fueron las principales causas del desarrollo de un ambiente fuertemente anaeróbico en la sedimentación. Entre la fauna hallada se pueden citar peces óseos (un cráneo asignable a la familia Pachycormidae pero que será estudiado por la autora durante el transcurso de la beca Postdoctoral), plesiosaurios (*Liopleurodon* sp., *Pliosaurus* sp.), cocodrilos (*Dakosaurus araucariensis* Vignaud y Gasparini, *Geosaurus araucanensis* Gasparini y Dellapé), ictiosaurios (*Caypullisaurios bonapartei* Fernández).

### 3.6 Comentarios tafonómicos

#### 3.6.1 Introducción

La tafonomía es un término derivado de la combinación de los vocablos griegos τάφος que significa enterramiento y νόμος que significa ley. Es una subdisciplina de la paleontología que estudia la historia *post-mortem* de los restos orgánicos y la subsecuente formación de fósiles en el registro geológico. La tafonomía juega diversos papeles en la paleobiología incluyendo la evaluación de la calidad de la muestra en lo que se refiere a la ecología, biogeografía y evolución. Analiza y diagnostica el rol de los agentes tafonómicos así como los procesos y circunstancias de la generación del registro sedimentario y fósil. Reconstruye la dinámica de reciclaje orgánico a través del tiempo como parte de la historia de la Tierra (Behrensmeyer *et al.* 2000).

El término tafonomía fue acuñado por Efremov en 1940 (p. 85) para referirse a “*the study of the transition (in all its details) of animal remains from the*



*biosphere into the lithosphere*". Sin embargo los estudios tafonómicos alcanzaron un mayor desarrollo durante los 70's y estuvieron enmarcados dentro de la paleoecología. Una de las pioneras de los estudios tafonómicos observacionales fue Anna Kay Behrensmeyer que se centró en estudiar la fauna africana actual para aplicar lo observado al registro fósil (por ejemplo Behrensmeyer 1978, 1986). Así, esta definición inicial de Efremov condujo a la formación de un campo de estudio que es caracterizado comunmente como "*the study of processes of preservation and how they affect information in the fossil record*" (Behrensmeyer y Kidwell 1985).

La tafonomía es importante porque permite evaluar dentro del registro fósil la acción de los factores ecológicos en cuanto a la preservación del organismo, es decir que permite evaluar si hay factores que han sido enmascarados por condiciones ecológicas y/o preservacionales. De este modo, la tafonomía nos brinda pistas acerca de la vida e historia *post-mortem* de los organismos fósiles. El estado de preservación de los organismos no está indicando únicamente cuan fiel ha sido el registro de la historia biológica sino que también está aportando información respecto del ambiente (tafofacies) y brindando evidencia de aspectos importantes en cuanto a la evolución de las formas (interacciones entre organismos vivos/muertos, novedades en cuanto al sistema esquelético o bien bioquímicas), ya que los organismos no sólo son potenciales productores de fósiles sino que juegan un papel importante como recicladores de materia vegetal y animal (Behrensmeyer *et al.* 2000).

En sentido estricto, los límites de la tafonomía quedan definidos por su enfoque en los procesos y modelos de preservación del registro fósil. Sin embargo, en la práctica los límites son más amplios ya que estimula el estudio de todos los factores que afectan a la información paleontológica, incluyendo por un lado los introducidos por el hombre en la recolección del material en el campo, publicación y métodos de preparación y por el otro el grado de completitud del registro fósil en si mismo (Behrensmeyer *et al.* 2000).

Así, debido a la relevancia que adquirió esta disciplina durante la década del 80, el diagrama clásico de las transformaciones tafonómicas (Figura 3.9) se ve



enriquecido por una comprensión más acabada de los estados intermedios y las vías de fosilización.

La tafonomía ha sido dividida de diferentes maneras por diferentes autores (Figura 3.10). En general se la puede caracterizar en tres fases o divisiones principales:

- 1- Producción biogénica y/o tafogénica (términos propuestos por Fernández-López (2000)).
- 2- Bioestratinomia: son los procesos que afectan a los restos desde su producción biogénica hasta su enterramiento final.
- 3- Diagénesis: comprende la transformación de los restos por medio de procesos físicos y químicos (disolución, alteración, deformación y compactación) que ocurren dentro de la pila sedimentaria así como los procesos de reelaboración tafonómica que implican el desenterramiento y desplazamiento de los restos. Es decir que comprende los procesos post-enterramiento experimentados por las entidades tafonómicas. En esta etapa los procesos de desintegración y degradación que comenzaron en las etapas anteriores, continúan pero muy lentamente.

Las distintas etapas pueden verse favorecidas (p. ej. en ambiente con organismos bioturbadores) o bien inhibidas en ambientes anóxicos o en presencia de hielo, etc.

Según Fernández-López (2000), la producción biogénica comprende los procesos tafonómicos-paleoecológicos mediante los cuales a partir de entidades paleobiológicas se generan entidades tafonómicas. Dicha producción biogénica puede implicar la muerte de una entidad paleobiológica y/o la realización de restos y/o señales por parte de una entidad paleobiológica. Así mismo, el proceso mediante el cual se han generado nuevas entidades tafonómicas se denomina producción tafogénica. Con estas definiciones el acontecimiento o proceso mediante el cual se ha generado un fósil no está necesariamente relacionado con la muerte del organismo.

De esta manera la tafonomía se ocupa del estudio de las modificaciones que han sufrido las entidades tafonómicas desde su producción biogénica o tafogénica hasta la actualidad.

Fernández-López (2000) diferencia también entre entidades registradas (que son el resultado de los procesos de fosilización que actuaron sobre entidades previamente producidas y conservadas), entidades producidas (que resultan de procesos de producción biogénica o tafogénica, y las entidades obtenidas que son evidencia de cualquier entidad registrada. Las entidades registradas y las producidas constituyen entidades conservadas.

De este modo podemos decir que los procesos tafonómicos han actuado profundamente en el registro fósil. Uno de los factores preservacionales más llamativos es el hallazgo de partes blandas fosilizadas. La tafonomía al estar influenciada por diversos procesos (biológicos, químicos y físicos), que a su vez dependen del régimen del ambiente depositacional permite documentar la naturaleza del proceso tafonómico actuante e inferir hipótesis acerca de cual fue el ambiente de depositación (Allison y Bottjer 2010). En ambiente marino los procesos tafonómicos tienen lugar mayormente en la interfaz agua-sedimento, de modo que la velocidad de sedimentación ejerce un fuerte control sobre la tafonomía de los restos biogénicos. Dado que la tasa neta de sedimentación de un sistema acuático varía con la distancia desde el continente y con la profundidad del agua es fácil ver como las distintas tendencias tafonómicas pueden usarse para definir fluctuaciones del nivel del mar (véase por ejemplo Brett 1998).

Seilacher *et al.* (1985) popularizó el concepto de que existían asociaciones fósiles con características preservacionales excepcionales, incluyendo por ejemplo, tejidos blandos. A estos depósitos los denominó *Fossil Lagerstätten*, este término compuesto queda definido como un cuerpo de roca inusualmente rico en información paleontológica ya sea en sentido cuantitativo o cualitativo. De este modo los *Fossil Lagerstätten* pueden ser dos tipos:

- 1- de concentración: que son aquellos depósitos que tienen una inusual cantidad de fósiles.
- 2- de conservación: que son aquellos en los cuales los fósiles presentan una inusual calidad de preservación.

Estos depósitos, algunos de los cuales tienen importancia paleobiológica, comenzaron a recibir atención a partir de la década del 80 (véase por ejemplo: Allison 1986, Allison y Briggs 1993).

Las calizas litográficas de Solnhofen, Alemania constituyen el ejemplo más famoso de *Fossil Lagerstätten* de conservación. Sin embargo, existen muchas otras localidades (p. ej., Cerin [Francia], Tlayúa [México], Vallecillo [México], la Formación Crato en la Cuenca de Araripe [Brasil], Komen [Eslovenia], Haqel y Hjoula [Líbano] entre otras) que destacan por la asombrosa calidad de sus materiales fósiles preservados (Ifrim 2006).

Todas estas localidades constituyen depósitos de calizas litográficas o *Plattenkalks* similares a las presentes en el Miembro Los Catutos. Para que este tipo de depósito en lámina se forme son necesarias determinadas características del medio circundante, generalmente se las vinculó a ambientes restringidos, sin embargo y como fuera mencionado por Ifrim (2006), no necesariamente requieren haberse depositado en una cuenca restringida aunque sí requieren un aporte continuo de carbonato. De tal modo para que se formen depósitos de caliza litográficas en condiciones abiertas es necesario que el agua superficial este bien oxigenada para permitir la producción de carbonato así como la presencia de estancamiento en gran parte de la columna de agua y/o la presencia de un fondo marino hostil (que no necesariamente implica anoxia). Bajo estas condiciones hostiles del medio, los organismos perforadores y enterrantes superficiales no pueden subsistir y consecuentemente no pueden disturbar la laminación de las calizas ni los restos orgánicos que se hayan depositado. Estas condiciones son comunes en cuencas restringidas pero pueden ocurrir también regionalmente en estanques abiertos durante eventos oceánicos relativamente anóxicos.

### **3.6.2 Calizas litográficas de Los Catutos-Breve caracterización**

Las calizas litográficas del Miembro Los Catutos de la Formación Vaca Muerta (Leanza y Zeiss 1990) se depositaron en condiciones de mar abierto y poco profundo (entre 30-50 metros de profundidad). La sucesión está formada por una alternancia rítmica de margas y calizas de color castaño claro, muchas veces masivas y con fauna fósil en general bien preservada.

Un tipo especial de ritmita marga-caliza corresponde a las calizas en placas o *Plattenkalke* también conocidas como calizas litográficas (Barthel *et al.*,

1994). Están compuestas por estratos tabulares de pocos centímetros de espesor, con planos de estratificación regulares y equiespaciados. Algunas de ellas, como las de Solnhofen (Alemania) son importantes y famosas por el excelente estado de preservación de los fósiles, en los cuales se han conservado incluso partes blandas. El ambiente en el cual se depositaron estas calizas era un mar somero circundado por arrecifes, cuya energía era baja, la salinidad alta y era anóxico.

Las rocas del Miembro Los Catutos son consideradas calizas litográficas (Leanza y Zeiss 1990). Contienen una alta concentración fosilífera en donde, entre los vertebrados, los elementos predominantes son los peces, encontrándose también reptiles marinos (por ejemplo: Gasparini *et al.* 1997, Gasparini y Fernández 2005). Entre los macroinvertebrados los amonoideos son los elementos faunísticos predominantes (reconociéndose cinco biozonas) (véase: Leanza y Zeiss 1990 y Figura 3.7 de esta tesis). Entre los microinvertebrados predominan los elementos planctónicos (radiolarios y foraminíferos biseriados) en tanto que los organismos bentónicos (i.e. equinodermos, ostrácodos y gastrópodos) son escasos (Scasso *et al.* 2002). Cabe destacar que algunos bancos de caliza presentan bioturbación difusa (Scasso *et al.* 2002).

El agua marina fue cálida y el rango de aporte micrita/sedimento clástico era alto. La distancia a la costa era de aproximadamente 100 km y hasta el momento no hay evidencia de la presencia de un arrecife coralino (Leanza y Zeiss 1990).

### 3.6.3 Análisis y resultados

Se analizaron 61 especímenes provenientes de las calizas litográficas del Miembro Los Catutos, Cantera el Ministerio. Los resultados de los análisis fueron presentados en reuniones científicas (véase: Gouiric-Cavalli *et al.* 2011). A continuación se detallan uno a uno los parámetros tenidos en cuenta, los cuales fueron tomados de Bieñkowska (2004):

- 1- *Grupo taxonómico predominante* (Figura 3.11): se encontró que el grupo predominante eran los Pachycormiformes (43% de los ejemplares), seguido por los Semionotiformes (13%) y Aspidorhynchiformes (13%). Sólo el 10% estaban representados por halecomorfos (posibles catúridos),

posibles teleósteos y supuestos “foliodoriformes”. El 21% restante corresponde a actinopterigios indeterminados.

- 2- *Estado general de preservación* (Figuras 3.12 y 3.16): aproximadamente el 67% de los ejemplares están representados por material fragmentario. Un 25% corresponde a formas completamente articuladas y un 8% a huesos aislados.
- 3- *Grado de articulación* (Figuras 3.13 y 3.16): las lajas que contenían peces articulados corresponden a un 38% de las muestras, parcialmente articulados un 36%, desarticulados pero asociados un 23%, dispersos pero asociados un 3% de la muestra. Entre los ejemplares que están parcialmente desarticulados, el 27% presentan los huesos del cráneo desarticulados, 9% tienen la región abdominal desarticulada y un 14% presentan una combinación de ambas condiciones.
- 4- *Estado de preservación de las escamas* (Figura 3.16): aproximadamente en el 62% de los ejemplares se preservaron las escamas. Un 58% de estos presentan las escamas preservadas *in-situ*.
- 5- *Orientación del plano de simetría respecto al sustrato* (Figura 3.14): la mayoría de los peces estudiados presentan el plano de simetría paralelo al plano de estratificación.
- 6- *Deformación del esqueleto axial* (Figura 3.15): en aquellos peces en los cuales se preservó la columna vertebral se observó que el 57% presenta la columna completamente recta, 27% presentan la columna arqueada, 7% tienen la columna arqueada en “S” y 7% la tiene rota en algún sector.
- 7- *Estado de articulación de las aletas*: aproximadamente el 47% de los ejemplares presenta aletas, principalmente caudal y pectorales, articuladas.
- 8- *Presencia/ausencia de organismos depredadores*: sólo un ejemplar de la totalidad de la muestra analizada presenta rasgos de depredación. Sin embargo la presencia de escamas desarticuladas pero asociadas y el patrón de desarticulación de algunos organismos sugiere que existieron algunos organismos carroñeros que habrían desarticulado los huesos.

- 9- *Presencia/ausencia de organismos bioturbadores:* en las muestras analizadas no fue posible determinar la presencia de organismos bioturbadores, no se observan trazas fósiles de ningún tipo.

### 3.6.3.1 Interpretación

Del análisis de los parámetros tenidos en cuenta se puede concluir que:

1. Los organismos que presentan el esqueleto completamente articulado en donde además se preservaron aletas y escamas (articuladas y en la posición que ocupaban en vida), sugieren que el material permaneció sobre el sustrato, expuesto al medio circundante, por un corto período de tiempo.
2. De acuerdo al tipo de preservación observado en los peces, se sugiere que no existieron corrientes de fondo así como tampoco pasaron por una etapa temprana de descomposición.
3. Los huesos desarticulados así como las escamas, cercanas al cráneo o a la región abdominal la cual está completamente desarticulada, pueden responder a fenómenos de descomposición bacteriana. La descomposición bacteriana implica que los peces debieron atravesar por un largo período de exposición en el fondo marino.
4. Los ejemplares que están completamente articulados habrían sufrido un sepultamiento muy rápido casi sin atravesar por períodos de exposición.
5. La acción de organismos carroñeros como (langostas, cangrejos, etc.), se descarta, en parte debido a que el agua tenía escaso contenido de oxígeno lo que habría dificultado la supervivencia de carroñeros.
6. Muy pocos ejemplares experimentaron flotación y subsecuente desarticulación, condición evidenciada por la presencia de cráneos desarticulados que yacen con el plano de simetría perpendicular al plano de estratificación o bien por huesos dispersos.
7. La mayor parte de los ejemplares no presenta signos de deformación post-mortem de la columna vertebral. De los ejemplares estudiados, pocos presentan la columna arqueada debido a procesos naturales de descomposición post-mortem. El patrón de arqueamiento en S de la

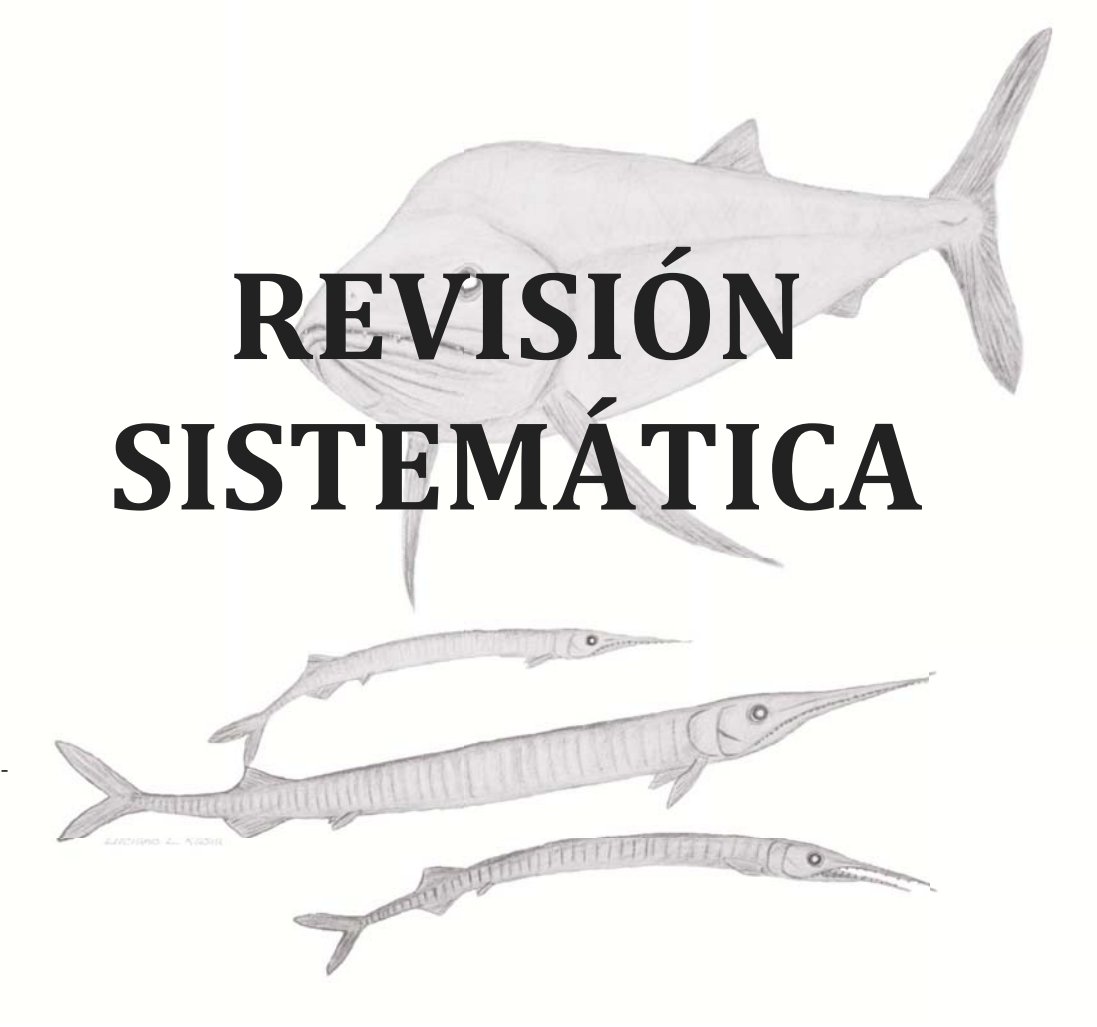
columna vertebral podría responder a cierta toxicidad del agua circundante.

En conclusión las características tafonómicas de la asociación de peces fósiles presentes en las calizas litográficas del Miembro Los Catutos sugieren que los organismos se depositaron en un ambiente disaeróbico en ausencia o con escasez de depredadores y carroñeros. En gran parte, sufrieron un rápido enterramiento y un cese temprano del proceso natural de descomposición que permitió la relativamente buena preservación de los peces.

---

## Capítulo 4

---



# REVISIÓN SISTEMÁTICA

Pero....disculpadme si parezco un poco curioso...vosotros, ejem, no sois un poco raros?

Preguntó Bichovaivén., mirándolos uno por uno con indisimulado interés.

-No más que tú-respondió el Espantapájaros-. Todo es raro en la vida hasta que te acostumbras. - L. Frank Baum – Ozma de Oz



#### 4.1. Introducción

El siguiente capítulo representa la revisión sistemática de los ejemplares argentinos y su asignación formal a los órdenes Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes. El capítulo está dividido en dos secciones, cada una dedicada a cada orden estudiado. En cada sección se hace una revisión histórica de los órdenes y la descripción, asignación y discusión taxonómica de los taxones argentinos estudiados.

La primera sección está dedicada a los Pachycormiformes, en ella además de los ítems mencionados más arriba, se discute la validez del género *Notodectes* Dolgopol de Saez. Se describe en detalle y por primera vez el ejemplar tipo de *Notodectes argentinus* Dolgopol de Saez. Se efectúa también la diagnosis del género *Notodectes*. Además, se describen nuevos representantes del Orden Pachycormiformes (Pachycormiformes gen. et sp. nov. A) y por primera vez para Argentina, materiales que corresponden a un nuevo género y especie de paquicórmidos edéntulos (Pachycormiformes gen. et sp. nov. B). Asimismo se describen ejemplares que son designados como Pachycormidae indeterminados.

La segunda sección está dedicada a los Aspidorhynchiformes, en ella además de los aspectos generales mencionados más arriba, se efectúa la diagnosis modificada de la familia Aspidorhynchidae y del género *Belonostomus* Agassiz. Se describen nuevos ejemplares hallados que representan 2 nuevas especies del género *Belonostomus*. Se describe en detalle el holotipo de "*Pholidophorus argentinus*" Dolgopol de Saez y se lo asigna formalmente al Orden Aspidorhynchiformes.

Las relaciones filogenéticas de los miembros de cada orden, la discusión de caracteres relevantes así como el posicionamiento de ambos órdenes (Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes) en el contexto de los Neopterygii, son objeto de análisis del Capítulo 5.

## 4.2. SECCIÓN A- PACHYCORMIFORMES

### 4.2.1 Antecedentes

El Orden Pachycormiformes Berg, 1937, reúne formas netamente marinas y completamente extintas cuyo biocrón es Jurásico Temprano - Cretácico Tardío. Está compuesto por una sola familia: Pachycormidae Woodward, 1895.

Existe consenso acerca de la monofilia del grupo. Los miembros del orden se pueden agrupar en dos tipos morfológicos bastante diferentes entre sí (Figura 4.1). Por un lado se encuentran las formas medianas a grandes de cuerpo alto (tuniforme), con poderosos dientes en las quijadas (en algunos casos con colmillos que se protruyen fuera de la boca). Los peces reunidos en este grupo han sido interpretados como predadores, veloces nadadores de mar abierto, similares a los peces vela y atunes (Lambers 1992). Entre ellos se encuentran por ejemplo peces de los géneros *Orthocormus* Weitzel y *Pachycormus* Agassiz.

Por otro lado, el segundo tipo morfológico reúne formas mucho más grandes que las anteriormente mencionadas y edéntulas que han sido interpretadas como grandes peces de alimentación suspensívora y nadadores pasivos de mar abierto (Liston 2006, 2008, Friedman *et al.* 2010, Friedman 2012a). Entre ellas se encuentran por ejemplo *Leedsichthys* Woodward y *Martillichthys* Liston.

Miembros del Orden Pachycormiformes han sido registrados en varias localidades jurásicas y cretácicas de Europa (Woodward 1895, Lehman 1949, Wenz 1968, Mainwaring 1978, Lambers 1988, 1992, Liston y Noé 2004, López-Arbarello 2004, Friedman 2012a), América del Norte (Gregory 1923, Liston 2006, 2008, Friedman *et al.* 2010), Asia (Taverne 1977), Cretácico Inferior de Australia (Kear 2007).

En Sudamérica fueron reportados en el Jurásico de Chile (Arratia y Cione 1996, Arratia y Schultze 1999, Martill *et al.* 1999, Liston 2006, Friedman *et al.* 2010) y Argentina (Cione *et al.* 1987, Cione y Pereira 1990, Arratia y Cione 1996, Gouiric-Cavalli y Cione 2011a).

La familia Pachycormidae fue erigida por Woodward en 1895, la especie tipo del género *Pachycormus* Agassiz y de la familia Pachycormidae es

*Pachycormus macropterus* (Blainville 1818) (Figura 4.2), el cual fue extensamente revisado por diversos autores (véase: Lehman 1949, Wenz 1968 y Mainwaring 1978).

Según fuera señalado por Woodward (1895), ejemplares que pueden ser atribuidos al género *Pachycormus*, fueron estudiados desde 1755 (véase: l'*Oryctologie* de Dezallier D'Argenville Pl. XVIII, fig. 1). Blainville (1818) fue el primero en describir a representantes de la familia Pachycormidae, aunque sin asignarlos formalmente a la familia. En su trabajo, Bainville describió un ejemplar que asignó a *Esox incognitus*. Posteriormente, Wagner (1860a-b) creó el género *Euthynotus* para agrupar a *Esox incognitus* conjuntamente con otros ejemplares que habían sido asignados por Agassiz al género *Thrissops* Agassiz. Por otro lado, Wagner (1860a), fue el primer autor que publicó un trabajo que trata exclusivamente a los géneros de paquicórmidos conocidos hasta ese momento (*Pachycormus*, *Sauropsis* Agassiz, *Euthynotus* e *Hypsocormus* Wagner). Wagner (1860b) consideró que todos estos géneros estaban cercanamente emparentados y los agrupó en la nueva familia Microlepidoti. Más tarde, Woodward (1895) creó el género *Asthenocormus* e hizo una diagnosis de la familia Pachycormidae, en la cual reúne a *Euthynotus*, *Sauropsis*, *Prosauropsis* Sauvage, *Asthenocormus* Woodward, *Pachycormus* Agassiz, *Hypsocormus* Wagner y *Protosphyraena* Leidy, sugiriendo la inclusión provisional del género *Leedsichthys* Woodward. Vetter (1881) fue el primero en considerar que *Agassizia* (posteriormente *Asthenocormus*) era un representante de la familia Pachycormidae y no un Caturidae, como fuera descrito inicialmente por Quenstedt en 1852.

Los trabajos posteriores de Woodward (1896a-b, 1908), fueron revisiones y descripciones más detalladas de algunos géneros y especies de la familia (p. ej., reestableció el género *Saurostomus* Agassiz, describió a *Pachycormus macropterus* e *Hypsocormus* sp.). La primera reconstrucción del cráneo de *Pachycormus macropterus* fue hecha por Woodward en 1908, reconstrucción que fue reproducida posteriormente por varios autores (Rayner 1941, Lehman 1949, Wenz 1968 y Lambers 1992) y que hoy es considerada una ilustración clásica e histórica (Figura 4.3).

Sin lugar a dudas, fue el "*Catalogue of the fossils fishes in the British Museum*" (Woodward 1895), el punto de partida para el estudio formal de la

familia Pachycormidae. Posteriormente a los trabajos de Woodward no se nombraron nuevos géneros hasta que en 1930, Weitzel describió el género *Orthocormus*. Trabajos como el de Arambourg (1935) fueron útiles e importantes para aclarar la morfología de, por ejemplo, el aparato suspensorio de *Pachycormus curtus* Agassiz, en el que se describió en detalle cada uno de sus componentes.

Los primeros estudios relativos al neurocráneo de los Pachycormiformes (*Pachycormus* e *Hypsocormus*), estuvieron a cargo de Holmgren y Stensiö (1936) y posteriormente, de Rayner (1948). Los primeros trabajos que tuvieron dentro de sus objetivos la clasificación de los paquicórmidos fueron: “*Classification of Fishes both recent and fossils*” (Berg 1940) y “*The structure and evolution of Holostean fishes*” (Rayner 1941).

En 1949, Lehman revisó el material que publicó Dezallier D’Argenville (1755 Pl. XVIII, fig. 1), material que fue asignado por Woodward (1895) a *Pachycormus*, el reestudio efectuado por Lehman coincide con la asignación previa de Woodward. Asimismo, describió comparativa y detalladamente el cráneo de *P. macropterus*. Las comparaciones fueron hechas con otros miembros de la familia (*Protosphyraena* e *Hypsocormus*). El trabajo de Lehman (1949) reviste importancia también porque además de lo anteriormente mencionado, se describió por primera vez el arco branquial de un pez paquicórmido y se analizaron las similitudes y diferencias entre las clasificaciones propuestas por Berg (1940) y Rayner (1941). Lehman (1949), fue el primero en establecer cierta cercanía entre *Pachycormus* y *Caturus* Agassiz y consideró que *Pachycormus*, *Protosphyraena* e *Hypsocormus* conformaban un grupo monofilético y natural.

Por otro lado Lehman (1940 p.40) menciona que: “las piezas de los arcos branquiales presentes en los paquicórmidos son similares a las presentes en *Amia* Linnaeus y completamente diferentes a las de teleósteos actuales” (mi traducción).

En ese mismo año, Saint-Seine (1949) publicó una monografía sobre los peces de Cerin, Francia. Más tarde, Wenz (1968) hizo una revisión detallada de la ictiofauna de Cerin en donde describió a los géneros *Pachycormus*, *Euthynotus* y *Saurostomus*. Wenz (1968) no hizo ninguna referencia acerca de las posibles

relaciones filogenéticas de los miembros del grupo o bien de estos en un contexto mayor.

En 1972, Jessen describió brevemente la cintura pectoral de *Hypsocormus*. En 1973, Patterson publicó su trabajo “*Interrelationships of Holosteans*” en el cual consideró que Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes son teleósteos. Analizó la posición filogenética de la familia Pachycormidae, considerada en trabajos anteriores (p. ej., Gardiner 1960, Wenz 1968) ya sea como descendientes de Caturidae o bien como un orden aislado que derivó independientemente a partir de un grupo de peces paleoniscoides.

Patterson (1973) revisó los caracteres previamente establecidos por Wenz (1968) y Lehman (1949), concluyendo que los Pachycormiformes presentan algunos caracteres típicos de los halecóstomos (a saber: espinas neurales medias, maxilar con articulación *peg-like* aunque de movilidad limitada, presencia de un supramaxilar, interopérculo, gran fosa posttemporal confluyente con la fosa bridgei, presencia de proceso uncinado en los epibranchiales). Mencionando además que no hay ningún carácter que relacione a los Pachycormiformes con los halecomorfos. Desestimando que exista algún tipo de relación filogenética entre los Pachycormiformes (y Aspidorhynchiformes) con los Caturidae y Amiidae. Sin embargo, la hipótesis filogenética propuesta en este trabajo es un tanto diferente (véase: Capítulo 5).

Patterson (1973) relacionó a los Pachycormiformes directamente con los teleósteos, ubicándolos como su grupo hermano. Entre los caracteres usados para justificar esta relación se pueden mencionar: presencia de un premaxilar lateral móvil con una porción media con dientes (igual que en algunos foliodóridos) que se fusiona con el rostral (como en leptolépidos y teleósteos derivados), presencia de simplético que termina ciego en la cara interna del cuadrado (no articulando con la mandíbula inferior) y presencia de uroneurales de un tipo particular. Sin embargo, a la luz de nuevas evidencias todos estos caracteres han sido refutados como caracteres derivados únicos (véase p. ej. Brito 1997, Arratia 1999, 2001, Arratia y Lambers 1996 véase además Capítulo 5)

Mainwaring (1978), estudió la especie tipo de la familia Pachycormidae: *Pachycormus macropterus* (Figura 4.2). Este estudio representa una descripción detallada y comparativa de la especie tipo. Mainwaring (1978) hizo una revisión

de la familia y presentó el primer análisis filogenético de sus miembros (véase: Capítulo 5, Figura 5.5). Consideró que *Asthenocormus* sería un género cuestionable, retiró a *Leedsichthys* de la familia y no tuvo en cuenta al género *Orthocormus* en su análisis filogenético.

Diez años más tarde, Lambers (1988) redescubrió la especie *Orthocormus cornutus* Weitzel (Titoniano de Langenalthheim, Bavaria, Alemania) (Figura 4.1C) y describió una nueva especie, *Orthocormus teyleri* (Kimmeridgiano de Cerin, Departamento de Ain, Francia) (Figura 4.1D). En su trabajo presentó un cladograma de las relaciones filogenéticas de los miembros de la familia incluyendo a *Orthocormus* (Lambers 1988 p. 389).

Los trabajos de Mainwaring (1978) y Lambers (1988) tuvieron en cuenta la hipótesis de Patterson (1973), en donde los paquicórmidos eran considerados teleósteos basales. Posteriormente, Lambers (1992) en su trabajo de tesis "*On the Ichthyofauna of the Solnhofen Lithographic Limestone (Upper Jurassic, Germany)*" hizo una breve revisión de la familia Pachycormidae y presentó el segundo análisis filogenético de sus miembros, tomando como base el trabajo de Mainwaring (1978), discutiendo algunos de sus caracteres y agregando nuevos. Del análisis filogenético realizado el autor concluye que la asignación del grupo a Teleostei basado en la presencia de uroneurales de tipo peculiar es cuestionable (Lambers 1992 p. 284).

Lambers (1992), creó además el nuevo género *Pseudoasthenocormus*, para agrupar la especie que fue asignada previamente por Eastman (1914) a *Asthenocormus retrodorsalis* (Figura 4.1B). Las diferencias entre ambos géneros radican principalmente en la presencia/ausencia de dientes y de aleta anal (Lambers 1992).

Casi conjuntamente con la revisión del género *Orthocormus*, Bartsch (1988) publicó el primer estudio sobre morfología funcional y evolución del esqueleto axial de los peces óseos primitivos [condrósteos, poliptéridos, lepisosteidos, ámidos y teleósteos primitivos (paquicórmidos entre otros)], texto originalmente publicado en alemán. En este trabajo, Bartsch (1988) sugirió que tanto *Orthocormus* como *Protosphyraena*, podrían pertenecer a una familia distinta debido a que ambos presentan un rostro elongado en mayor o menor medida.

Asimismo, Martill (1988) redescubrió la especie *Leedsichthys problematicus* Woodward, que había sido previamente estudiada por Woodward (1889, 1890, 1895).

Arratia y Lambers (1996) describieron las estructuras del esqueleto caudal de algunos miembros de la familia Pachycormidae (*Hypsocormus*, *Euthynotus*, *Pachycormus*, *Protosphyraena*). Estudiaron, describieron y figuraron el esqueleto caudal de *Hypsocormus insignis* Wagner comparándolo con el de otros miembros del orden. Revisaron también la descripción del esqueleto caudal de *Pachycormus curtus* hecha previamente por Patterson (1973), concluyendo que “no es posible encontrar correspondencia de elementos uno a uno entre espinas, arcos hemales y neurales” (mi traducción). Analizaron las homologías previamente planteadas por Patterson (1973, 1977) quien consideró homólogos los uroneurales de teleósteos (= modificaciones de los arcos neurales pares) con los elementos presentes en los paquicórmidos (“uroneurales de tipo peculiar”=elementos impares derivados de centros preurales y urales). Los uroneurales de teleósteos se consideran “modificaciones de los arcos neurales de las vértebras urales” (véase por ejemplo: Patterson 1968, Arratia y Schultze 1992), es decir que son estructuras pares originadas por transformación de los arcos neurales y no son homólogas de las estructuras presentes en paquicórmidos. Por otro lado, Arratia y Lambers (1996) mencionaron que la posición y disposición de los “epurales” y su relación con las espinas neurales y “uroneurales” ilustrados por Patterson (1973 p. 275 fig. 19) no pudo ser corroborada en ningún miembro de la familia. Los elementos presentes en el esqueleto caudal de los paquicórmidos quedan redefinidos como - estructuras pares o impares que se originan tanto de vértebras urales como de preurales y corresponden a las espinas neurales más los arcos de las vértebras urales y/o preurales respectivamente - (Arratia y Lambers 1996 p. 213). Con lo cual los denominaron “uroneurals like”. Patterson (1973, 1977), al considerar como estructuras homólogas a los “uroneurales de tipo particular” presentes en los Pachycormiformes con los uroneurales de teleósteos, incluyó a estos peces dentro de Teleostei ocupando una posición basal. En el trabajo de Patterson (1973) no es claro si todos los elementos denominados uroneurales pertenecen a la región ural o preural, de hecho Patterson (1973 p. 275) menciona “it is difficult



*to decide which of them are ural neural arches, but if it is assumed that the normal one-to-one relationship (with hypurals) exists, there are seven pairs of ural neural arches (as in pholidophorids and leptolepids: Patterson, 1968), all of which have grown forward well beyond their point of origin, like the uroneurals in teleosts. I therefore interpret these structures as uroneurals of a peculiar type which differ from those of other teleostean relatives in grading into unmodified pre-ural neural arches anteriorly, with no real boundary between the two types of structure".* A pesar de esta poco clara diferenciación entre ambas estructuras, la hipótesis de Patterson (1973) fue aceptada por numerosos investigadores. Sin embargo, los "uroneurales de tipo peculiar" de los Pachycormiformes no pueden ser considerados homólogos de los uroneurales presentes en teleósteos porque no son estructuras pares que surgen por modificación de arcos neurales de vértebras urales (véase: Capítulo 5). Además la relación "normal" de los elementos, uno-a-uno descrita por Patterson (1968) y utilizada como argumento en 1973, pierde justificación debido a que tal relación uno-a-uno se ha perdido en foliodóridos y teleósteos basales con más de siete hipurales (Arratia 1991, Arratia y Schultze 2007). Asimismo, tal relación uno-a-uno así como otras sinapomorfías de teleósteos: propterigio fusionado al primer radio en la aleta pectoral, foramen de la carótida interna atravesando el paraesfenoides, entre otras) no son tales para, por ejemplo, los aspidorrínquidos (interpretados por Patterson como teleósteos basales) ya que tienen menos de siete uroneurales y aún menos hipurales en su esqueleto caudal (véase: Maisy 1991, Brito 1997, Arratia 1999, descripciones en Capítulo 4 y Análisis Filogenéticos y discusión de caracteres en Capítulo 5 de esta tesis).

Más aún, recientemente se ha estudiado un ejemplar cuyo esqueleto caudal está exquisitamente preservado y se ha comprobado que todos los "uroneurales de tipo peculiar" corresponden a espinas neurales de la región preural (Arratia y Schultze en prensa).

Arratia y Lambers (1996), testearon las sinapomorfías de teleósteos propuestas por Patterson (1973, 1977) determinando que, entre otros, los Pachycormiformes deben ser reexaminados en detalle. El estudio de Arratia y Lambers (1996) representa además el segundo trabajo donde se hacen inferencias respecto de la ecomorfología de los Pachycormiformes relacionando



las estructuras presentes en la aleta caudal (ensanchamiento de “uroneurales” y “epurales”, grosor de los arcos hemales y espinas, fusión de hipurales, incremento en el número de radios caudales, estructura de los radios y la fulcra asociada, posición simétrica de los elementos que constituyen la aleta caudal con respecto al eje del cuerpo) con el incremento en la rigidez de la aleta, lo cual podría haber dotado al pez de una mayor capacidad de propulsión.

En los últimos años, hubo numerosos avances en lo que respecta al estudio taxonómico descriptivo de los Pachycormiformes, se describieron nuevas especies tanto jurásicas como cretácicas, por ejemplo: *Australopachycormus hurleyi* Kear (Cretácico Superior de Queensland, Australia); *Martillichthys renwickae* Liston [Jurásico Medio (Calloviano) de Oxford Clay, Londres]; *Rinchonichthys taylori* Friedman, Shimada, Martin, Everhart, Liston, Maltese y Triebold (Cretácico Superior de Inglaterra) y *Bonnerhichthys gladius* (Cope) (Cretácico Superior de Estados Unidos). Liston (2008), hizo una revisión de los Pachycormiformes edéntulos *Leedsichthys* y *Asthenocormus* Woodward.

Durante el último siglo, los estudios filogenéticos de los representantes de la familia han sido mayormente llevados a cabo por Friedman (Friedman *et al.* 2010, Friedman 2012a). Sin embargo las hipótesis de relaciones filogenéticas de Friedman *et al.* (2010) y Friedman (2012a), así como algunos caracteres empleados, son cuestionadas aquí (véase: Capítulo 5). Friedman *et al.* (2010) analizaron la posición filogenética de los paquicórmidos edéntulos. Friedman (2012a), reestudió el género *Ohmdenia* Hauff [Jurásico Inferior (Toarciano) de Posidonia Shale, Alemania]. Este género fue considerado por Hauff (1953) como perteneciente a la familia Birgeriidae, pero posteriormente, Lambers (1992) lo ubicó dentro del Orden Pachycormiformes, como sinónimo junior de *Saurostomus*. Sin embargo, Friedman (2012a), lo reestableció como un género válido dentro del Orden Pachycormiformes. Más aún, consideró que *Ohmdenia* representaría el grupo hermano del clado compuesto por los paquicórmidos edéntulos (*Asthenocormus* Woodward, *Martillichthys* Liston, *Rhinconichthys* Friedman, Shimada, Martin, Everhart, Liston, Maltese y Triebold, *Bonnerhichthys* Friedman, Shimada, Martin, Everhart, Liston, Maltese y Triebold y *Leedsichthys* Woodward). Friedman (2012a) menciona que *Ohmdenia* representaría el punto de división entre los grupos compuestos por un lado por los gigantes

paquicórmidos edéntulos, filtradores y por otro, los depredadores de mediano tamaño. Sin embargo, la hipótesis filogenética obtenida en esta tesis muestra a *Ohmdenia* y *Saurostomus* como grupos hermanos y sin vinculación con los paquicórmidos edéntulos (véase: Capítulo 5).

Recientemente, Friedman *et al.* (2013) analizaron la distribución geográfica y estratigráfica del paquicórmido edéntulo *Bonnerichthys gladius*. Los trabajos de Friedman *et al.* (2010), Friedman (2012a-b), Friedman *et al.* (2013) consideran a los Pachycormiformes como teleósteos basándose en los caracteres de Patterson (1968, 1973, 1877) y Mainwaring (1978). Pero, algunos de los caracteres enunciados por Friedman *et al.* (2010) y Friedman (2012 a-b) han sido erróneamente codificados para muchos de los taxones estudiados y otros resultaron de difícil interpretación o ambiguos (véase: Capítulo 5).

Por otro lado, Meunier y Brito (2004), en una revisión de los distintos tipos de escamas encontradas en los teleósteos vivientes y fósiles concluyeron que al menos el género *Pachycormus* no sería un teleósteo ya que presenta escamas de tipo amioide (Meunier y Brito 2004 p. 232).

Recientemente Arratia y Schultze (en prensa) describieron un ejemplar exquisitamente preservado proveniente del Kimmeridgiano de Brunn (Alemania). Este ejemplar, que constituye una nueva especie del género *Orthocormus*, brinda nueva información sobre este grupo de peces. El análisis está centralizado en el estudio de las estructuras que componen el esqueleto caudal y en lo referente a este punto en particular constituye un importante aporte para entender la anatomía de estos peces y la relación de diferentes estructuras con el tipo de natación que realizaban. Asimismo representa un llamado de atención acerca de el análisis de ciertas estructuras y caracteres que fueron considerados en trabajos previos como “típicos de teleósteos” (véase: Capítulo 5).

Para concluir esta revisión histórica se puede mencionar que los Pachycormiformes constituyeron y constituyen un grupo importante y sumamente interesante desde el punto de vista sistemático y evolutivo. Desde las primeras publicaciones originales de Agassiz (1833), Wagner (1860) y Woodward (1895), hasta nuestros días ha habido un avance importante en lo que respecta a las descripciones de los distintos géneros, se han sumado nuevas

descripciones de nuevos materiales hallados en nuevas localidades, se han reasignado materiales, se ha estudiado la composición de las escamas en al menos un género. Sin embargo, el grupo sigue siendo controversial en cuanto a su posición filogenética siendo necesaria la revisión detallada y objetiva de todos sus miembros, una revisión que evalúe todos los caracteres previamente utilizados en la literatura (que los vinculen a teleósteos y/u holósteos), así como enunciando nuevos caracteres de importancia filogenética que permitan resolver la posición filogenética de las especies que componen la familia como así también de la familia en el contexto de los Neopterygii.

En esta tesis se evaluaron de manera objetiva (en los casos en los que pudieron ser evaluados) muchos de los caracteres previamente utilizados en la literatura. Caracteres que son discutidos y analizados en profundidad. Asimismo, se brinda un análisis filogenético que incluye la revisión de gran parte del material de Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes depositado en museos alemanes (JM, SMNS, MB, BSPG) así como de numerosos grupos de peces usados como material de comparación: Caturidae, Furida, Amidae, "Pholidophoriformes", Macorsemidae, Semionotiformes. Al análisis filogenético (Capítulo 5) se suman los taxones que se describen a continuación.

#### **4.2.2 Caracterización general (Figura 4.4)**

Los miembros del Orden Pachycormiformes, pueden reconocerse fácilmente por presentar el cuerpo alargado y fusiforme, que en algunos casos alcanza tamaños gigantes. Los huesos dérmicos del cráneo suelen estar finamente ornamentados con granulaciones y algunas costillas más o menos marcadas. Las suturas entre los distintos huesos son generalmente difíciles de identificar. Una de las características más particular de estos peces es la presencia de aletas pectorales en forma de guadaña o cimitarra (*scythe-like*). La mayor parte de los miembros del orden presentan un complejo temporal (*temporal boss*) el cual está desarrollado en mayor o menor medida. Tienen los postparietales (parietales de la antigua terminología) reducidos, los parietales (frontales de la antigua terminología) bien desarrollados y ornamentados, no poseen supraorbitales y el dermoesfenótico cierra la órbita dorsalmente (sin embargo véase la discusión de este carácter en Capítulo 5). Poseen numerosos infraorbitales (de 5 a 10

infraorbitales) delgados que se ubican posteriormente a la órbita (sin embargo véase la discusión de este carácter en Capítulo 5). Uno de los infraorbitales rodea a la órbita ventralmente. Presentan además dos grandes placas suborbitales. El extremo anterior del cráneo está formado por el rostrodermoetmoides que en algunos miembros de la familia (por ejemplo: *Orthocormus*), se proyecta más allá de la sínfisis de la mandíbula inferior conformando un rostro (véase: Figura 4.3).

La mandíbula superior está compuesta por el rostrodermoetmoides, que puede o no llevar dientes. Si lleva dientes estos pueden ser todos del mismo tamaño o bien presentar dos grandes caninos que se protruyen hacia afuera del margen de la boca. El premaxilar (de movimiento muy limitado o inmóvil), puede llevar dientes o ser edéntulo. En el caso de llevar dientes, estos pueden ubicarse en una hilera simple o bien en una hilera externa de dientes pequeños más uno, dos dientes de mayor tamaño ubicados lingualmente. Los dientes de la hilera externa del premaxilar se ubican perpendicularmente al hueso o bien el premaxilar cuenta con una sola hilera de dientes inclinados hacia adelante (*Protosphyraena*). Los dientes de la hilera lingual o interna del premaxilar pueden ubicarse perpendicular (*Notodectes*) o casi paralelamente al hueso (*Hypsocormus*, *Orthocormus*, *Pseudoasthenocormus*, entre otros). Asimismo el grado de inclinación de los dientes de la hilera interna o lingual del premaxilar varía levemente entre los distintos géneros. El maxilar se curva hacia abajo posteriormente y puede o no llevar dientes. Si tiene dientes estos pueden variar levemente en tamaño en los distintos géneros pero en general son más bien pequeños y más o menos iguales en toda la longitud del hueso. El supramaxilar está reducido a una delgada lámina ósea que se ubica en el extremo postero-dorsal del maxilar.

La mandíbula inferior es poderosa y articula por detrás de la órbita, con lo cual la apertura de la boca es amplia. Está compuesta por el dentario (=dento-esplénico) que en algunos géneros (*Orthocormus*, *Hypsocormus*, *Pseudoasthenocormus*, *Notodectes*) se curva hacia arriba en el extremo anterior debido a la presencia de una gran placa coronoidea. El dentario puede o no poseer dientes. En el caso de poseer dientes estos pueden disponerse en una hilera simple de dientes mediales o bien en una hilera de dientes marginales y una hilera de dientes mediales. Asimismo, los dientes del dentario pueden ser grandes o pequeños y ubicarse perpendicularmente al hueso o levemente

inclinados hacia adelante. La mayor parte de los miembros del orden tienen los dientes del extremo anterior de la mandíbula proyectados hacia afuera de la boca (procumbentes). El canal sensorial mandibular corre por el borde ventral del dentario. Posteriormente al dentario está el angular que en su extremo anterior está perforado por el canal sensorial mandibular. Por encima del angular se encuentra el surangular (=suprangular). Internamente, la rama mandibular tiene dos grandes huesos, el articular y prearticular más una serie (Mainwaring 1978) o bien una única (Wenz 1968) placa coronoidea. El proceso coronoideo es bajo. Ventralmente a la mandíbula inferior se ubica la placa gular impar.

La cintura pectoral esta fuertemente osificada y el hueso más importante es el cleitro, posteriormente a éste se ubican los postcleitros (uno ventral y uno dorsal) y por encima de ellos el supracleitro. Los radios de las aletas pectorales de la mayoría de los representantes no están segmentados (excepto en "*Hypsocormus*" *macrodon*, *Sauropsis* y algunos representantes del género *Pachycormus* [Lambers 1992 p. 262]). Con la excepción de *Martillichthys reanwika* Liston, algunos miembros presentan fusión (en grado variable) de los dos o tres primeros radios de la aleta pectoral. Hacia la parte distal, los radios se ramifican de manera asimétrica e independientemente (Lambers 1992 y obs. personal en *Orthocormus*). El propterigio está fusionado al primer radio de la aleta pectoral (Lambers 1992 p. 186). Sin embargo se ha demostrado que el propterigio no está fusionado al primer radio de la aleta caudal (véase: Arratia y Lambers 1996, Arratia y Schultze [en prensa] y la literatura allí citada). Este carácter conjuntamente con otros se discuten en el Capítulo 5.

Algunos miembros de la familia presentan fulcra marginales (= *fringing fulcra*) a lo largo de todo el margen del primer radio de la aleta pectoral (observación personal en *Orthocormus* y *Sauropsis*). Las aletas pélvicas están reducidas o bien ausentes. La aleta anal puede ser falcada (p. ej., *Sauropsis*) o triangular (p. ej., *Orthocormus*). La aleta dorsal puede originarse delante, en el mismo nivel o bien posteriormente al origen de la aleta anal. Asimismo, la aleta dorsal tiene distinto grado de desarrollo, siendo grande y poderosa en algunos (p. ej., *Orthocormus*, *Pachycormus* y *Sauropsis*) o bien ser pequeña (p. ej., *Asthenocormus* y *Pseudoasthenocormus*). La aleta dorsal tiene fulcra marginales al menos en *Orthocormus teyleri* (obs. personal). La aleta caudal es externamente

simétrica. *Euthynotus* tiene ambos lóbulos inclinados hacia la horizontal (esto representa un carácter único del género) y los radios principales del lóbulo dorsal se dirigen horizontalmente desde la placa hipural (véase: Arratia y Lambers 1996 fig. 8). *Pachycormus* y *Orthocormus* tienen ambos lóbulos dirigidos verticalmente, mientras que los radios principales y los fulcros basales cubren la placa oblicuamente. La aleta caudal tiene numerosos radios lepidotricos que pueden estar segmentados o no (paquicórmidos edéntulos). Los radios lepidotricos de la aleta caudal de todos los miembros de la familia se bifurcan numerosas veces hacia el extremo distal siguiendo el patrón típico de la familia, esto es en "Y". La gran placa hipural puede tener forma triangular (p. ej., *Pachycormus*) u ovalada (p. ej., *Sauropsis*). El número de centros urales que conforman la placa hipural es aún controversial (Arratia y Lambers 1996).

Las escamas, si están presentes son muy pequeñas, rectangulares o rómbicas y poseen escasa o nula ganoina (Patterson 1973, Mainwaring 1978, Lambers 1992, obs. personal).

#### 4.2.3. Géneros atribuidos al Orden

A continuación se listan los géneros actualmente atribuidos al orden:

*Sauropsis* Agassiz, 1832  
*Saurostomus* Agassiz, 1833  
*Pachycormus* Agassiz, 1833  
*Protosphyraena* Leidy, 1857  
*Leedsichthys* Woodward, 1889  
*Asthenocormus* Woodward, 1895  
*Euthynotus* Wagner, 1860a  
*Hypsocormus* Wagner, 1860a  
*Orthocormus* Weitzel, 1930a  
*Notodectes* Dolgopod de Saez, 1949  
*Ohmdenia* Hauff, 1953  
*Pseudoasthenocormus* Lambers, 1992  
*Australopachycormus* Kear, 2007  
*Martillichthys* Liston, 2008

*Rinchonichthys* Friedman, Shimada, Martin, Everhart, Liston, Maltese, Triebold, 2010

*Bonnerichthys* Friedman, Shimada, Martin, Everhart, Liston, Maltese, Triebold, 2010

**Pachycormiformes gen. et sp. nov. A** (esta tesis)

**Pachycormiformes gen. et sp. nov. B** (esta tesis)

OSTEICHTHYES Huxley, 1880  
 ACTINOPTERYGII Cope, 1887  
 NEOPTERYGII Regan, 1923  
 PACHYCORMIFORMES Berg, 1937  
 PACHYCORMIDAE Woodward, 1895

**Diagnosis de la familia (de Lambers 1992)- véase además el capítulo 5-**  
**“Definición de los Pachycormidae”:** la familia queda definida por los siguientes caracteres: parte anterior del cráneo formada por el rostrodermoetmoides; borde antero-dorsal de la boca formado por el rostrodermoetmoides que lleva dientes; nasales separados por el rostrodermoetmoides; supramaxilar de posición postero-dorsal al maxilar; mandíbula inferior sin un proceso coronoideo elevado; borde dorsal de la mandíbula inferior con una elevación opuesta al premaxilar; mandíbula inferior que articula con el suspensorio muy por detrás de la órbita; al menos seis infraorbitales ubicados detrás de la órbita; infraorbitales del extremo postero-ventral de la órbita no expandidos posteriormente; un infraorbital ubicado debajo de la órbita; dermoesfenótico formando el borde dorsal de la órbita; dos placas suborbitales; aleta pectoral tipo guadaña *scythe-like* cuyos radios se segmentan distalmente; radios de la aleta pectoral bifurcados asimétricamente cuyo patron de bifurcación exhibe un patrón en “Y”; “uroneurales de tipo peculiar” (= modificación de los arcos neurales de vértebras preurales, son estructuras impares) en la aleta caudal; presencia de placa hipural; escamas rómbicas muy pequeñas.



*Notodectes* Dolgopol de Saez 1949

**Especie tipo:** *Notodectes argentinus* Dolgopol de Saez, 1949

(Figuras 4.5-7, 4.8A, 4.10)

*Notodectes argentinus* Dolgopol de Saez, 1949 Figuras 4.5 y 4.6

*Notodectes argentinus* Dolgopol de Saez, 1949 p. Fig. 3

*Notodectes argentinus* Dolgopol de Saez. Cione y Pereira 1990 p. 388, Lám. 5 fig. B

*Notodectes argentinus* Dolgopol de Saez. Báez, Marsicano y Cione 1993

*Notodectes argentinus* Dolgopol de Saez. Arratia y Cione 1996 p. 63

*Notodectes argentinus* Dolgopol de Saez. Cione 1999 p. 21

*Notodectes argentinus* Dolgopol de Saez. López-Arbarello, Rauhut y Moser 2007 p. 596-597

**Diagnosis modificada del género** (basada en una combinación única de caracteres): Complejo temporal (=fronto-parietal o *temporal boss*) ausente o de desarrollo incipiente; una única hilera de dientes en la mandíbula inferior los cuales son de gran tamaño, aproximadamente 8 - 11% de la longitud total del dentario; dientes del dentario dispuestos perpendicularmente al hueso o levemente inclinados hacia adelante y todos del mismo tamaño [\*]; algunos dientes del dentario con una quilla o en otros casos con una depresión en el sector medio y superior que les confiere una morfología particular esto es: circular en la base y ovalada en la parte media a superior pero sin desarrollar carenas [\*]; mandíbula inferior sin dientes proyectados hacia afuera (=procumbentes); dentario con marcada curvatura anterior, cuya profundidad es mayor a aproximadamente 20% de la longitud total del dentario; hiomandibular robusto con proceso opercular robusto y bien desarrollado; postparietales [=parietales de la antigua terminología] pequeños y que contactan en la línea media en toda su longitud; parietales [=frontales de la antigua terminología] fuertemente ornamentados con estrías que radian del centro de osificación y con delicados tubérculos; maxilar con dientes cónicos relativamente pequeños uniformemente distribuidos finamente estriados y con capuchón de acrodina [\*]; dientes del maxilar representando aproximadamente el 22% de la longitud total de los dientes del dentario [\*]; supramaxilar presente. (Caracteres identificados con [\*] son únicos).

**Holotipo de *Notodectes argentinus*:** MLP 48-1-1-1, cráneo parcialmente articulado con algunos huesos preservados en tres dimensiones.

**Procedencia estratigráfica original:** “margas negras del Titoniano” (Dolgopol de Saez, 1949: 450).

**Procedencia estratigráfica corregida:** Grupo Mendoza, Formación Vaca Muerta, Jurásico superior, Titoniano.

**Procedencia geográfica original:** “Mina La Valenciana al oeste de Malargüe, Mendoza” (Dolgopol de Saez, 1949: 450).

**Procedencia geográfica corregida:** Casa Pincheira (35°54’S, 69°90’W), cerca de la Mina La Valenciana en la parte media del río Malargüe, provincia de Mendoza (Parent 2003).

**Diagnosis de la especie:** igual que la del género.

#### 4.3.1 Descripción-

##### 4.3.1.1 Introducción

El holotipo de *Notodectes argentinus* representa, hasta el momento, el único ejemplar de Pachycormiformes encontrado en rocas del Jurásico Superior de la provincia de Mendoza. Fue hallado por Armando F. Leanza y descrito, brevemente en 1949 por Dolgopol de Saez quien lo asignó al Orden Ichthyodectiformes. Más tarde, Cione y Pereira (1990) revisaron el material y lo denominaron *Teleostei incertae sedis* mencionando que se trataría de un Pachycormiformes. El holotipo de *Notodectes argentinus* es descrito en detalle por primera vez en esta tesis y asignado formalmente al Orden Pachycormiformes.

##### 4.3.1.2 Estado general de preservación-

El holotipo de *Notodectes argentinus* está incompletamente preservado, parcialmente articulado y algunos de sus huesos están preservados en tres dimensiones. Se encuentra contenido en una matriz rocosa oscura, dura. Muchos de los huesos están conservados como moldes. El material no fue sometido a deformación plástica *post-mortem* de manera que los huesos presentan escasa o nula deformación.

**4.3.1.3 Cráneo-** El techo del cráneo está parcialmente preservado. A continuación se describen los huesos que pudieron ser identificados.

*Parietal* = *frontal de la antigua terminología* [**P**]: ambos parietales están desplazados de su posición original y no están completamente preservados, faltando la porción anterior (véase: Figura 4.5 y dibujo interpretativo en Figura 4.6). Están bien desarrollados, siendo los huesos más grandes del techo del cráneo, condición común presente en todos los miembros de la familia. Están ornamentados con costillas que radian del centro de osificación y presentan además algunos tubérculos pobremente desarrollados y aislados. La sutura entre ambos parietales es de tipo armónica (Figura 4.6). Los parietales están recorridos por el canal sensorial supraorbitario [**css**] el cual es similar al observado en *Pachycormus macropterus* (Mainwaring 1978).

*Postparietal* = *parietal de la antigua terminología* [**Pp**]: ambos postparietales están preservados como una impresión. Son rectangulares, pequeños y se encuentran unidos en la línea media mediante una sutura recta. Los postparietales se unen a los parietales por medio de una sutura en “W” (Figura 4.6). La presencia de postparietales unidos en la línea media diferencia a *Notodectes argentinus* de *P. macropterus* (en el cual ambos postparietales no están unidos en la línea media). Pero lo asemeja, entre las formas con dientes, a *Pseudoasthenocormus retrodorsalis* y entre las formas edéntulas a por ejemplo: *Asthencormus titanius* (véase: Lambers 1992 p. 209 fig. 1b y p. 226 fig. 8). Asimismo, la presencia de sutura en “W” entre parietales y postparietales es similar a lo observado en *Asthenocormus titanius*.

*Dermoesfenótico* [**Dph**]: se ha preservado como una impresión. Se ubica directamente por encima de la órbita, dorsalmente a ésta. Es un hueso triangular con los vértices redondeados. Según Poplin (2004), *Pachycormus* presenta un dermoesfenótico con patrón **Ib**, esto es: “*single dermosphenotic extended more or less over the orbit*” (véase: Poplin 2004 p. 170, fig. 3F). Sin embargo, *Notodectes argentinus* parecería poseer una condición intermedia entre el patrón **Ib** e **Id** “*single dermosphenotic extended anteriorly and posteriorly*” (véase: Poplin 2004 p. 170 fig. 3I). Esta última condición está comúnmente presente en los halecomorfos (p. ej., *Ophiopsis* sp. [JM ETT 1896], *O. procera* [JM SOS 2256], *Amiopsis lepidota*

[JM ETT 284]). Mientras que el patrón Ib está más ampliamente distribuido pudiendo ser hallado tanto en los actinopterigios basales como en los halecomorfos, semionótidos y teleósteos (Poplin 2004). Un hueso de similar posición y morfología presente en *Pseudoasthenocormus retrodorsalis* fue interpretado por Lambers (1992) como un suborbital (véase: Lambers 1992 p. 226 fig. 8b).

*Dermopterótico [dpt]*: en el holotipo el sector donde estaría el dermopterótico está parcialmente preservado y es difícil describirlo. Sin embargo en la Figura 4.6 que representa la interpretación de los huesos del cráneo en el holotipo, se ha dibujado la posición que estaría ocupando y el canal sensorial que lo atravesaría.

*Complejo temporal = fronto-parietal = temporal boss*: en el holotipo no se ha observado desarrollo del complejo temporal. Si existió era de desarrollo incipiente ya que los postparietales no están separados en la línea media.

#### **Huesos de la región orbitaria-**

*Anillo esclerótico [sclr]*: está bien desarrollado y es robusto. En el holotipo está parcialmente preservado observándose sólo el margen ventral que es continuo.

*Serie infraorbital y elementos vecinos*: ventralmente al anillo esclerótico se preservó parte del infraorbital (presumiblemente el I). Es de forma rectangular, elongado, más ancho en el sector anterior; conforma la mayor parte del borde inferior de la órbita y está recorrido ventralmente por el canal sensorial infraorbitario. Contactaría anteriormente con el anteorbital [*Ao*], que en el ejemplar tipo no se preservó, y dorsalmente con el nasal [*Na*], que está parcialmente conservado en el material tipo. El resto de los huesos de la serie orbitaria (i.e., infraorbitales y suborbitales) no se han preservado.

**Serie opercular-** En el ejemplar tipo ninguno de los huesos de esta serie se preservó.

#### **Mandíbula superior-**

*Maxilar [Mx]*: está incompletamente preservado, faltando el extremo anterior. Al igual que el maxilar de todos los miembros del orden, es un hueso

delgado que se curva hacia abajo en el extremo posterior. Se extiende más allá del extremo posterior de la órbita, es decir que la articulación mandibular está muy por detrás del borde posterior de la órbita. Posee una única hilera de dientes cónicos, fuertes; más pequeños que los de la mandíbula inferior, representando aproximadamente el 22% de la longitud total de los dientes del dentario, los dientes están uniforme distribuidos y se ubican perpendicularmente al hueso. Están ornamentados con delicadas costillas y presentan el extremo terminal más oscuro (acrodina) (Figura 4.7). Un maxilar de similares características se observa también en otros paquicórmidos (por ejemplo: *Orthocormus* e *Hypsocormus*). Sin embargo los dientes del maxilar en estos últimos son menores y se encuentran dispersos sobre el maxilar. Entre los halecomorfos de las familias Caturidae y Furidae, el maxilar tiene una escotadura bien marcada en el margen posterior que no se encuentra presente en *N. argentinus* ni en ningún otro paquicórmido examinado en esta tesis.

*Supramaxilar* [**Smx**]: en el sector postero-dorsal del maxilar se observa el supramaxilar de forma redondeada a ovalada. Es un hueso delgado y laminar. La posición del supramaxilar es igual a la observada en todos los representantes de la familia Pachycormidae. Aunque la posición del supramaxilar es igual a la observada en catúridos, fúridos y ámidos, morfológicamente es diferente ya que en estos últimos es más rectangular. Asimismo, debido a la posición del supramaxilar de los paquicórmidos, éste no sería homólogo al supramaxilar presente en los teleósteos.

*Premaxilar* [**Pmx**]: el premaxilar no se preservó.

**Mandíbula inferior-** al igual que en todos los representantes de la familia, la mandíbula de *Notodectes argentinus* es robusta.

*Dentario* [**D**]: el dentario es el hueso más importante y de mayor desarrollo de la mandíbula inferior. Se ensancha progresivamente antero-posteriormente (ancho máximo del dentario: 19 mm, ancho mínimo: 9 mm). Si bien el extremo posterior del dentario no está completamente preservado se observa que es levemente más angosto que el presente en *Pachycormus*, *Orthocormus* e *Hypsocormus*. Por otro lado, al igual que en otros miembros de la familia, el extremo anterior del dentario de *Notodectes argentinus* está curvado

hacia arriba debido a la presencia de una gran placa coronoidea. Sin embargo, en el caso de *Notodectes argentinus* la profundidad máxima de la curvatura es similar a la observada en *Orthocormus* [profundidad es mayor a aprox. 18% de la longitud total del dentario] (véase: Figura 4.8). La porción ventral del dentario está perforada por el canal sensorial mandibular [*cmd*]. El margen dorsal del dentario es recto en casi toda su extensión, salvo por la curvatura anterior que coincide dorsalmente con el sitio que ocuparía el premaxilar (no preservado en el holotipo). Los dientes, de base circular, son muy fuertes, grandes (aprox. 10 mm) y se ubican perpendicularmente o bien levemente inclinados hacia delante (aprox. 70° - 85°) (véase: Figura 4.5). *Orthocormus taylori* tiene los dientes inclinados hacia adelante pero el ángulo de inclinación es mucho mayor que el observado en *N. argentinus*. Por otro lado las especies del género *Orthocormus* tienen dos dientes de mayor tamaño dirigidos hacia fuera de la boca (procumbentes), esta condición no se encuentra presente en *N. argentinus*. Asimismo, los dientes de *O. cornutus* son más pequeños que los presentes en *N. argentinus*. Por otro lado, la sección transversal de los dientes de *N. argentinus* es circular en la base y ovalada hacia el extremo distal. *N. argentinus* tiene los dientes ornamentados con estrías paralelas presentando además el extremo terminal más oscuro. Estrías similares se encuentran presentes en los dientes de *H. insignis* (BSP AS V 4a, b y JM SOS 539a). En *N. argentinus* se observa una progresiva, aunque leve, disminución de tamaño de los dientes desde el sector posterior hacia el anterior del dentario. *Notodectes argentinus* tiene los dientes más grandes entre los representantes jurásicos, siendo únicamente comparables en tamaño con los observados en representantes cretácicos de los géneros *Protosphyraena* y *Australopachycormus*. Por otro lado, el ensanchamiento posterior del dentario es mucho más marcado en *Orthocomus*, *Hypsocormus*, *Pachycormus* y *Pseudoasthenocormus* que el observado en *N. argentinus*. El borde posterior de la mandíbula inferior de *Notodectes argentinus* no se preservó en su totalidad. La rama derecha del dentario está desplazada de su posición original observándose como una impresión. En esta rama del dentario sólo es posible reconocer la base de los dientes.

*Surangular* [**sang**]: se ubica por encima y detrás del angular. En el holotipo de *Notodectes argentinus* está parcialmente preservado, conservándose mayormente como una impresión de forma triangular.

*Angular* [**Ang**]: se ha preservado como una impresión y es un hueso bastante grande. No se observó la presencia de canal sensorial mandibular en el angular hecho que quizás se deba a la preservación del hueso en ese sector. La disposición del angular y surangular es similar a la observada en, por ejemplo, *Pachycormus macropterus*.

*Placas coronoideas* [**pcor**]: el número total de placas coronoideas presentes en los paquicórmidos se desconoce. En *Notodectes argentinus* hay al menos una placa coronoidea que produce el curvamiento del borde anterior del dentario. Mainwaring (1978) identificó 8 placas coronoideas en *P. macropterus*. El examen hecho en esta tesis de *Hypsocormus insignis*, reveló la presencia de al menos una placa coronoidea robusta y globosa con al menos 8 pequeños dientes cónicos (Figura 4.9).

#### **Aparato suspensorio y huesos del paladar-**

El aparato suspensorio está constituido por el hiomandibular, cuadrado, simpléctico y huesos pterigoideos (metapterigoides, ectopterigoides, endopterigoides).

*Hiomandibular* [**Hio**]: en el ejemplar tipo pudieron ser reconocidos ambos hiomandibulares (izquierdo y derecho) (Figuras 4.5-6). El derecho está completamente preservado mientras que el izquierdo está parcialmente preservado (sólo su margen ventral). El hiomandibular de *Notodectes argentinus* es robusto, tiene forma de reloj de arena y está inclinado en un ángulo de aprox. 85° respecto del dentario. La porción ventral está más desarrollada que la dorsal. Ambos extremos del hiomandibular habrían sido cartilaginosos. La unión entre ambas porciones (dorsal y ventral) está marcada por una constricción de donde se desprende el proceso opercular dirigido hacia atrás. Opuesto al proceso opercular hay un canal que es interpretado aquí como el canal por el cual pasa una rama del nervio facial (VII). El hiomandibular de *Notodectes argentinus* es similar al descrito para todos los miembros de la familia [véase por ejemplo: *P. macropterus* (Mainwaring 1978), *Pachycormus* sp. (p. ej., SMNS 5104), *P. bollensis*



(SMNS 18189)]. Si bien el ángulo de inclinación observado en el hiomandibular de *N. argentinus* es mayor que el observado en otros representantes del orden, no debe descartarse que sea debido a un desplazamiento *post-mortem*. En el ejemplar tipo no pudieron ser reconocidos ni el cuadrado [**q**] ni el simpléctico [**sy**].

En relación directa con el suspensorio se encuentran el entopterigoides [**enp**], ectopterigoides [**ectp**] y metapterigoides [**mtp**]. De todos los elementos anteriormente mencionados, en el material tipo de *Notodectes argentinus* sólo pudo ser reconocido parte del metapterigoides (Figuras 4.6 y 4.10). El metapterigoides consta de dos porciones más o menos triangulares (en forma de abanico) unidas por una constricción. La porción dorsal es más pequeña que la ventral. La división entre ambas porciones está evidenciada por la presencia de una muesca para el paso de la rama mandibular del nervio trigémino (V) (Figura 4.10). La parte superior del metapterigoides contactaría directamente con el paraesfenoides pero en el holotipo permanece libre debido a que el paraesfenoides no se ha preservado. La porción ventral, que es la más desarrollada, cubre lateralmente al hiomandibular y contactaría ventralmente con el ectopterigoides, anteriormente con el entopterigoides y posteriormente con el cuadrado.

### Aparato branquial y arco hioideo

El arco hioideo está compuesto por el hiomandibular (que fue descrito en el apartado anterior), ceratohial [**CH**] (anterior y posterior), interhial [**IH**], hipohial [**HH**] y basihial [**BH**]. En *P. macropterus* el basihial está ausente (Mainwaring 1978). En el ejemplar tipo de *Notodectes argentinus*, un elemento, posiblemente parte del ceratohial anterior [**CHa**], se observa desplazado por debajo del sector medio del dentario (Figura 4.6). El resto de los elementos que componen el aparato hioideo no pudieron ser reconocidos.

Respecto de los elementos que constituyen el aparato branquial, se preservó parte de un elemento que es interpretado bien como parte de un ceratobranquial [**cbr**] o bien un epibranquial [**ebr**] (en Figura 4.6, **Cbr II?**).



#### 4.3.1.4 Discusión y asignaciones previas

El ejemplar tipo de *Notodectes argentinus* está contenido en una matriz sedimentaria oscura y consolidada. Fue colectado por F. Leanza en las cercanías de la Mina La Valenciana (Mendoza). Se le asignó edad Cretácico Superior (Dolgopol de Saez *in schedis*). Sin embargo la edad fue corregida posteriormente por Cione y Pereira (1990) quienes lo asignaron al Jurásico Superior (Titoniano) de la Formación Vaca Muerta.

El material fue originalmente descrito por Dolgopol de Saez (1949). La autora lo asignó al Orden Ichthyodectiformes debido a la semejanza de los dientes. En su descripción, Dolgopol de Saez (1949 p. 452) menciona la presencia de un preopérculo que sería similar al de *Brychaetus* (Woodward), un osteoglosomorfo del Terciario de África. Sin embargo, el reestudio del material tipo revela que no hay elementos del aparato opercular preservados y que lo que Dolgopol de Saez (1949 p. 452) menciona como restos de “un preopérculo muy extendido” es en realidad el hiomandibular izquierdo. Por otro lado, Dolgopol de Saez (1949 p. 452) menciona la presencia de una aleta pectoral muy ancha ubicada por debajo de la mandíbula en la cual y por el tipo de preservación, no habría sido posible contar el número de radios. No obstante, el reestudio del material revela que lo que Dolgopol de Saez interpreta como aleta pectoral es en realidad la parte ventral del hiomandibular derecho. Dolgopol de Saez (1949 p. 450-452) menciona la presencia de un otolito o bien un fragmento de otolito ubicado en la unión de maxilar con el dentario. El examen de la estructura reveló la presencia de líneas concéntricas o de crecimiento así como también delgadísimas quillas transversales, con lo cual el elemento podría efectivamente tratarse tanto de un otolito (similar al presente en el bagre marino *Netuma* Bleeker) como de algún invertebrado (bivalvo) pobremente preservado.

El material tipo de *Notodectes argentinus* fue reestudiado por Cione y Pereira (1990) como parte de una revisión sobre los peces del Jurásico y Cretácico de la Argentina. En este trabajo los autores reinterpretaron los elementos que fueron descritos erróneamente por Dolgopol de Saez concluyendo que de acuerdo a la posición y morfología del hiomandibular, anillo esclerótico y la morfología general de la mandíbula, podría asignarse al Orden

Pachycormiformes (A. Cione com. pers.). Sin embargo lo designan como un Teleostei *incertae sedis* mencionando que podría tratarse de un paquicórmido (Cione y Pereira 1990 p. 389). Lamentablemente, en el trabajo de Cione y Pereira (1990) se omitió parte de la discusión en donde se mencionarían los caracteres citados más arriba.

Por otro lado, la curvatura de la parte anterior del dentario que fuera interpretada por Cione y Pereira (1990 p. 388) como una posible “distorsión”, representa en realidad una condición común en los miembros del orden que se debe principalmente al desarrollo de la placa coronoidea anterior (véase: Lambers 1992 y Figura 4.8 de esta tesis).

Por otro lado, algunos de los caracteres que permiten diferenciar a *Notodectes argentinus* de los Ichthyodectiformes son: presencia de un supramaxilar delgado y ovalado ubicado postero-dorsalmente al maxilar vs. dos supramaxilares grandes y en forma de placa (Ichthyodectiformes); dentario robusto que se ensancha progresivamente hacia el sector distal vs. dentario robusto sin ensanchamientos (Ichthyodectiformes); ausencia de huesos supraorbitales vs. presencia de un supraorbital (Ichthyodectiformes); parietales (=postparietales de la nueva terminología) separados en la línea media del cráneo vs. parietales (=postparietales de la nueva terminología) unidos en la línea media (Ichthyodectiformes); diferencia en las proporciones de los distintos huesos del cráneo; dentario con dientes de tamaño uniforme vs. dientes alternando en tamaño, generalmente con dos “colmillos” y dispuestos en una sola hilera (Ichthyodectiformes); dientes macizos vs. huecos (Ichthyodectiformes) (Figura 4. 11).

Contrariamente, los caracteres que permiten asignar este ejemplar al Orden Pachycormiformes son: presencia de dientes cónicos, fuertes, de base estriada que se disponen uniformemente en el dentario. Presencia de hiomandibular robusto e inclinado hacia atrás, con forma de reloj de arena. Presencia de proceso opercular del hiomandibular, bien desarrollado. Maxilar curvado ventralmente en el extremo posterior. Presencia de un supramaxilar ovalado, laminar que se ubica encima y postero-dorsalmente al maxilar. Dentario robusto, siendo el hueso más desarrollado de la mandíbula. Dentario que se ensancha antero-posteriormente y que exhibe una curvatura en el sector anterior

justo a nivel del premaxilar. Dermoestenótico cerrando la órbita dorsalmente (o postero-dorsalmente). Ausencia de supraorbitales (o bien un supraorbital fusionado con el dermoestenótico). Por otro lado, la presencia de un canal en el cuerpo del hiomandibular por el cual pasaría una rama del nervio facial (VII) es un carácter compartido con al menos *Australopachycormus hurleyi*.

Además, si bien el registro fósil de los Ichthyodectiformes muestra que para el Jurásico este grupo de peces estaba ampliamente distribuido en Norteamérica, Europa y Antártida (Schaeffer y Patterson 1984, Arratia *et al.* 2004), las formas jurásicas eran relativamente pequeñas y se alimentaban de peces u otro tipo de organismos menores (Patterson y Rosen 1977; Maisey 1996). Hasta el momento no se conoce ningún ictiodéctido que tenga las mismas o similares dimensiones que *N. argentinus*. Recién en el Cretácico, los Ichthyodectiformes llegaron a ser un grupo exitoso encontrándose grandes formas depredadoras pelágicas con una amplia distribución a través de los mares que rodeaban los márgenes de lo que hoy es América, África, Medio Oriente, Australia y Europa (Jordan 1910, Maisey 1994, 2000, Cressey y Patterson 1973, entre otros). Aunque, durante el Cretácico estos peces llegaron a ser relativamente más abundantes y diversos que durante el Jurásico, casi se extinguieron al final del Mesozoico, a excepción de *Cladocyclus*, que logró sobrevivir en Sudamérica hasta el Eoceno (Maisey 1996).

En esta tesis, se considera que *Notodectes argentinus* es un paquicormiformes porque presenta la siguiente combinación de caracteres: un dentario robusto con su extremo anterior curvado por la presencia de una placa coronoidea (similar a los observado en *Orthocormus*, *Hypsocormus*, entre otros); maxilar delgado curvado posteriormente y sin escotadura; presencia de supramaxilar que se ubica postero-dorsalmente al maxilar; hiomandibular robusto y con un proceso posterior bien desarrollado; postparietales reducidos.

Se reconoce a *Notodectes* como género válido por presentar la siguiente combinación de caracteres únicos: una única hilera de dientes en el dentario los cuales se disponen perpendicularmente al hueso o levemente inclinados hacia adelante, todos tienen el mismo tamaño y son grandes, aproximadamente 8 - 11% de la longitud total del dentario (comparables a los presentes en los representantes cretácicos *Australopachycormus* y *Protosphyraena*); algunos

dientes del dentario con una quilla o en otros casos con una depresión en el sector medio y superior que les confiere una morfología particular esto es: circular en la base y ovalada en la parte media a superior pero sin desarrollar carenas; mandíbula inferior sin dientes proyectados hacia afuera (=procumbentes); maxilar con dientes cónicos relativamente pequeños uniformemente distribuidos finamente estriados y con capuchón de acrodina; dientes del maxilar representando aproximadamente el 22% de la longitud total de los dientes del dentario; complejo temporal (=fronto-parietal o *temporal boss*) de desarrollo incipiente o bien ausente; mandíbula inferior sin dientes proyectados hacia afuera (=procumbentes); dentario con marcada curvatura anterior; postparietales pequeños y que contactan en la línea media en toda su longitud; parietales fuertemente ornamentados con estrías que radian del centro de osificación y con delicados tubérculos espaciadamente distribuidos; maxilar con dientes cónicos relativamente pequeños uniformemente distribuidos finamente estriados y con capuchón de acrodina.

### **Pachycormiformes gen. et sp. nov. A**

(Figuras 4.12-17, 4.19, 4.21-22, 4.24A, 4.25-26, 4.28-29)

**Holotipo de Pachycormiformes gen. et sp. nov. A:** MOZ-Pv 1160 a-b, ejemplar que presenta cráneo, cintura escapular, aleta pectoral y parte anterior del cuerpo con escamas articuladas y en la posición que ocupaban en vida (Figura 4.12).

**Material referido:** MOZ-Pv 3081a cráneo casi completo preservado en tres dimensiones, (Figura 4.14); MOZ-Pv 3081b, cráneo completo en tres dimensiones con numerosos radios branquiostegos preservados y escamas en el sector ventral; MOZ-Pv 4077, cráneo incompleto (Figura 4.17); MOZ-Pv 1767, cráneo en vista dorsal y aletas pectorales desarticuladas (Figura 4.15); MOZ-PV 3071, fragmentos mandibulares aislados (Figura 4.16); MOZ-PV 1167a-b, cráneo parcialmente preservado como parte y contraparte (Figura 4.21 [MOZ-PV 1167a]); MOZ-PV 2607, fragmento anterior de un pez que comprende cráneo y aletas pectorales, todos los elementos están parcialmente preservados; MLP 94-IX-6-1, fragmentos de cráneo, algunas partes preservadas en tres dimensiones.

**Procedencia geográfica:** *Holotipo:* MOZ-Pv 1160 a-b Cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos (38° 47'40"S; 70° 10'05"O), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén. *Material referido:* MOZ-Pv 3081a; MOZ-Pv 3081b (Cerro Lotena, Neuquén, Argentina); MOZ-Pv 4077; MOZ-Pv 1767; MOZ-PV 2607; MOZ-PV 3071; MOZ-PV 1167a-b (Cantera El Ministerio, Neuquén, Argentina); MLP 94-IX-6-1 (Departamento Loncopué, Cajón de Almanza, Titoniano, Neuquén, Argentina).

**Procedencia estratigráfica:** Grupo Mendoza. Formación Vaca Muerta. Titoniano medio - superior temprano, Jurásico superior.

**Diagnosis del género** (basada en una combinación única de caracteres): región preorbitaria relativamente corta; rostrodermoetmoides apenas proyectado por delante de la sínfisis de la mandíbula inferior pero sin conformar un rostro; rostrodermoetmoides representando entre un 20 y 30% de la longitud total del cráneo (similar a lo observado en *Pachycormus*); rostrodermoetmoides con al menos dos dientes de sección circular que se proyectan hacia fuera de la boca (colmillos) y que tienen el mismo tamaño o son levemente más grandes que el resto de los dientes del rostrodermoetmoides [\*]; dientes del extremo anterior

del rostrodermoetmoides (colmillos) curvados hacia atrás [\*]; todos los dientes están ornamentados con estrías longitudinales; complejo temporal de desarrollo incipiente; sutura entre parietales (=frontales de la antigua terminología) y rostrodermoetmoides en “M” (similar a lo observado en *Pachycormus*); nasales bien desarrollados y mas o menos rectangulares a ovalados; postparietales reducidos y no unidos en la línea media (carácter compartido con *Pachycormus*); dentario con dos hileras de dientes cónicos de base circular (carácter compartido con *Orthocormus*, *Protosphyraena*, *Ohmdenia*, *Saurostomus*, *Hypsocormus*, *Pseudoasthenocormus*); dentario con dos dientes dirigidos anteriormente y afuera de la boca (=procumbentes) (carácter compartido con *Orthocormus*, *Australopachycormus* y *Protosphyraena*); premaxilar corto con al menos 14 dientes cónicos pequeños en la hilera externa y uno más largo (aprox. el doble) que los demás, ubicado lingualmente y dirigido perpendicularmente al premaxilar [\*]; maxilar con dos hileras de dientes cónicos agudos [\*]; dientes del maxilar uniformemente distribuidos; opérculo triangular y con quilla interna que se prolonga perpendicularmente a la fosa de articulación con el proceso opercular del hiomandibular [\*]; dermoesfenótico ubicado postero-dorsalmente a la órbita; al menos 4 infraorbitales rectangulares delicados y pequeños; presencia de placas branquiales redondeadas con tres grandes dientes cónicos estriados y numerosos dentículos pequeños [\*]; dentario recto, sin curvamiento anterior o bien con un curvamiento leve; placa coronoidea con un gran diente de posición medio-anterior el cual está curvado hacia atrás y numerosos dientes más pequeños [\*]; primeros radios de la aleta pectoral libres, no unidos por sus bases y fusionandos en sus extremos distales (carácter compartido con *Orthocormus*, *Hypsocormus*, *Pachycormus* y *Pseudoasthenocormus*); radios de la aleta pectoral ornamentados con delicadas estrías paralelas y sin fulcros basales ni marginales (=fringing fulcra) [\*]; supramaxilar ausente (carácter compartido con *Orthocormus* sp. de Arratia y Schultze [en prensa]). (Caracteres identificados con [\*], son únicos).

**Diagnosis de la especie:** igual que la diagnosis del género.

**Características generales:** peces de tamaño mediano cuyos cráneos miden entre 130 y 160 mm (desde el extremo anterior del rostrodermoetmoides al borde

posterior del opérculo). Rostrodermoetmoides relativamente corto, representando entre un 20 y 30% de la longitud total del cráneo y que se prolonga levemente más allá de la sínfisis mandibular pero sin formar un rostro pronunciado. Esta característica lo diferencia de *Orthocormus* (que presenta un rostro más o menos pronunciado) y lo asemeja a *Pseudoasthenocormus*. En el extremo anterior del rostrodermoetmoides de *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A hay dos dientes que se prolongan hacia fuera de la boca. Estos dientes están curvados hacia atrás lo que los diferencia de los dientes de *Orthocormus*. El premaxilar es ovalado y tiene dos series de dientes, la externa con dientes cónicos, estriados y pequeños, los cuales aumentan levemente de tamaño hacia el sector posterior. Además de esta hilera externa de dientes, el premaxilar cuenta con un diente de mayor tamaño que se dispone internamente y justo en el sector medio o levemente anterior del hueso (Figura 4.13). *Hypsocormus insignis* (As VI 4 a+b; JM SOS 539a; JM SOS 3554; SMNS 56650) también presenta un diente de mayor tamaño ubicado internamente en el premaxilar pero a diferencia de lo observado en *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A, en donde el diente es perpendicular al borde del premaxilar, en *Hypsocormus insignis* es paralelo al borde del premaxilar y está dirigido anteriormente. El maxilar de *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A es delgado y largo, el extremo anterior es aguzado y se posa sobre el margen dorsal del premaxilar (Figura 4.14). El extremo posterior del maxilar se curva ligeramente hacia abajo. El maxilar tiene dientes cónicos más pequeños que los del dentario, los cuales aumentan levemente de tamaño hacia el sector posterior. No se ha observado la presencia de supramaxilar.

La mandíbula inferior está formada en su mayor parte por el dentario. El dentario tiene el borde lingual recto o levemente curvado anteriormente. El dentario tiene dos hileras de dientes, la interna con grandes dientes cónicos dispuestos perpendicularmente o bien levemente inclinados hacia adelante (aprox. 60° respecto de la horizontal). Los dientes están alojados profundamente en una foseta. La hilera externa tiene dientes mucho más pequeños que se ubican perpendicularmente al margen del dentario. Los dientes de la hilera interna y externa del dentario están ornamentados con estrías longitudinales. El canal sensorial mandibular se ubica en el sector ventral del dentario. Entre los huesos

del suspensorio se reconoce, en todos los ejemplares, el extremadamente robusto hiomandibular, que como tanto en *Notodectes argentinus* como en el resto de los Pachycormiformes, tiene forma de reloj de arena, está fuertemente inclinado hacia atrás, presenta el extremo ventral más desarrollado que el dorsal y un proceso opercular bien desarrollado, corto y robusto.

Pachycormiformes gen. et sp. nov. A tiene parietales (frontales de la antigua terminología) bien desarrollados, ornamentados con fuertes estrías y recorridos en los márgenes laterales por el canal sensorial. Los postparietales (parietales de la antigua terminología) son pequeños y no están unidos en el sector medio del cráneo (Figura 4.15), carácter compartido con *Orthocormus*, *Hypsocormus* y *Pachycormus*. Esta condición de los premaxilares se supone está relacionada con la presencia de complejo temporal. La órbita tiene un diámetro promedio de 25 mm. El preopérculo tiene forma de medialuna, el canal sensorial principal se ubica en el sector anterior del hueso y de él se desprenden numerosas ramificaciones dirigidas hacia el sector posterior, principalmente en la parte ventral. La cintura escapular está bien desarrollada. El cleitro es robusto y el supracleitro es rectangular y robusto. Las aletas pectorales tienen la típica forma de guadaña (*scythe-like*), los radios no están segmentados y tienen el extremo terminal ramificado en “Y”.

#### **4.3.2 Descripción.**

La elección del material tipo fue hecha debido a que el ejemplar MOZ-Pv 1160a-b presenta la mayor cantidad de rasgos anatómicos comparables. Sin embargo la descripción de los ejemplares se ha hecho utilizando también los materiales referidos ya que presentan algunas regiones mejores preservadas y con rasgos más informativos que el material tipo.

##### **4.3.2.1. Estado general de preservación de los materiales.**

El estado general de preservación de los materiales es bueno. Si bien la mayoría están parcialmente articulados a desarticulados, algunos están completamente articulados e incluso en tres dimensiones. Ninguno de los



ejemplares está preservado completo. Independientemente de esto se han conservado numerosos rasgos de relevancia taxonómica.

El holotipo (MOZ-Pv 1160 a-b), se encuentra preservado en una laja como parte y contraparte, los huesos del techo del cráneo están desplazados y en parte desarticulados. El estado general de preservación es bueno. La aleta pectoral y cintura escapular están articuladas. La aleta pectoral preserva la totalidad de los radios lepidotricos.

Las escamas se han conservado articuladas tanto en el material tipo como en un ejemplar referido (MOZ-Pv 3081b). Las escamas preservadas en el material tipo exhiben patrón de coloración (MOZ-Pv1160b). Entre los materiales referidos pudo reconocerse el patrón de coloración de los huesos en MOZ-Pv 4077 (patrón de coloración en opérculo y preopérculo). En algunos se han observado placas branquiales aisladas (MOZ-Pv 4077) o en la posición que ocupaban en vida (MOZ-Pv 1160a). Los ejemplares MOZ-Pv 3081a y MOZ-Pv 3081b están completamente articulados y preservados en tres dimensiones aunque presentan cierto grado de deformación *post-mortem*. Muchos materiales exhiben distintos huesos preservados como impresiones y el grado de articulación varía en los distintos sectores del cráneo. Los anillos escleróticos se han preservado completos en la mayor parte de los ejemplares examinados. El dentario se ha preservado completo en la mayor parte de los ejemplares examinados. Es común la presencia de ejemplares en los cuales el techo del cráneo se preservó en vista dorsal. Los huesos del aparato opercular por lo general están desarticulados pero asociados. La cintura escapular está generalmente completamente articulada y el elemento que destaca por su robustez y grado de preservación es el cleitro. El rostrodermoetmoides se encuentra muchas veces desarticulado de los parietales. Huesos delicados como los infraorbitales y/o el supramaxilar son difíciles de reconocer y se han preservado en pocos ejemplares. En la mayor parte de los ejemplares examinados, los elementos del esqueleto axial se han preservado completos y en la posición que ocupaban en vida.

**4.3.2.2 Cráneo-** como fuera mencionado por Lambers (1992), las suturas entre los huesos del cráneo de los paquicórmidos son difíciles de observar. El

autor menciona además que puede existir fusión parcial de algunos elementos del cráneo (Lambers 1992 p. 268).

*Rostrodermoetmoides* [**Rde**]: constituye la parte dorsal y anterior del cráneo y forma el borde anterodorsal de la boca. Se proyecta levemente más allá de la sínfisis inferior, pero sin formar un rostro pronunciado (como el que sí se encuentra presente en *Orthocormus*). El rostrodermoetmoides de *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A es corto representando entre un 20 y 30% de la longitud total del cráneo, triangular y se adelgaza anteriormente. El extremo anterior posee dos dientes cónicos de igual tamaño o levemente más grandes que los dientes del maxilar; estos dos dientes anteriores se proyectan hacia afuera de la boca y se curvan levemente hacia atrás (Figura 4.16). La presencia de dientes de mayor tamaño en el rostrodermoetmoides ha sido observada en otros miembros de la familia como por ejemplo en *Orthocormus*, sin embargo en este género tienen posición paramedial, no terminal como en *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A. Con lo cual la presencia de dos dientes de posición terminal en el rostrodermoetmoides es un carácter exclusivo de este nuevo género y especie. La superficie del rostrodermoetmoides está ornamentada con estrías longitudinales, pequeños tubérculos (gránulos) y puntuaciones, las estrías pueden tener un desarrollo bastante importante en algunos ejemplares. En vista lateral, el rostrodermoetmoides tiene el margen dorsal recto y se dispone en ángulo agudo respecto del maxilar y premaxilar (véase: Figura 4.14). El componente rostral del rostrodermoetmoides contiene el canal sensorial o comisura etmoidal, esta comisura se dispone paralela al margen ventral del rostrodermoetmoides (en Figura 4.14 línea negra con puntos blancos en Rde). Posteriormente el rostrodermoetmoides contacta con los parietales (frontales de la antigua terminología) por medio de una sutura en "M" (Figura 4.15). Lateralmente, el rostrodermoetmoides contacta con los nasales y premaxilares a los cuales separa (Figura 4.14 y 4.15). La misma disposición del rostrodermoetmoides está presente en todos los representantes de la familia. La ubicación y posición de la comisura etmoidal así como su presencia y forma en otros grupos relacionados fue analizada por Mainwaring (1978 p. 11). La sutura entre rostrodermoetmoides

y parietales no presenta numerosas interdigitaciones. Contrariamente a lo que se observa en *Pachyormus macropterus* (véase: Maiwaring 1978 fig. 1).

*Parietal* [**P**] (frontales de la antigua terminología): son más o menos rectangulares, largos y anchos. En todos los miembros del orden están bien desarrollados y constituyen la mayor parte del techo del cráneo (Figura 4.14 y 4.15). En casi un 70 % de su longitud, los parietales continúan con la misma pendiente que el rostrodermoetmoides, para luego, en el nivel donde la comisura sensorial se curva hacia afuera, elevarse en un ángulo mayor para formar parte de la base del complejo temporal (Figura 4.14). Los parietales están unidos entre sí por una sutura de tipo armónica. La ornamentación está bien desarrollada, consta de costillas que radian desde el centro de osificación, presentando también pequeños gránulos y tubérculos similares a los hallados en el rostrodermoetmoides (Figura 4.12, 4.14, 4.17).

*Postparietal* [**Pp**] (parietales de la antigua terminología): se ubican por detrás de los parietales, son pequeños y asimétricos, más o menos rectangulares y al igual que en *Pachycormus macropterus* se encuentran parcialmente cubiertos por los parietales y los dermopteróticos (Figura 4.15). Los postparietales no contactan en la línea media debido al desarrollo del complejo temporal (=temporal boss) que los separa y eleva, condición similar a la observada en *P. macropterus* (Mainwaring 1978 p. 10 fig. 1). Este carácter diferencia a *Pachycormiformes* gen. et sp. nov A de *Notodectes argentinus*.

*Dermoesfenótico* [**Dph**]: es par y se ubica lateralmente y por debajo del parietal (frontal de la antigua terminología) suturando con este. Es amplio y rectangular y se ubica en el borde postero-dorsal de la órbita.

*Dermopterótico* [**Dpt**]: se ubican en el sector latero-posterior del parietal (frontal de la antigua terminología), es grande y triangular, está recorrido por el canal sensorial infraorbitario y parte del canal sensorial preopercular (Figura 4.15).

*Complejo temporal* (=temporal boss, = complejo fronto-parietal) [**TB**]: la presencia de complejo temporal (=fronto-parietal) es característico de los paucicórmidos (sin embargo en algunos no se encuentra presente o su desarrollo es variable). Asimismo, el complejo temporal parece estar formado por diferentes

huesos en diferentes géneros de paquicórmidos. Pudiendo estar constituido en mayor parte por el posttemporal [**pt**] y supratemporal [**st**] (véase: Lambers 1992 p. 272-273). Es probable además que sobre él se apoyase tejido blando o cartilaginoso. El complejo temporal tiene la forma de una cresta que se proyecta hacia adelante (Figura 4.8C) y podría haber sido eficiente como quilla para el corte de la corriente de agua cuando el pez nadaba velozmente. En Pachycormiformes gen. et sp. nov. A, el complejo temporal habría tenido un desarrollo incipiente, no proyectándose por sobre los parietales y frontales como sí sucede en por ejemplo *Orthocormus*. Estaría formado, además de por el posttemporal y supratemporal, por parte de los postparietales (parietales de la antigua terminología). Sin embargo y debido principalmente a que el sector posterior del cráneo de los ejemplares argentinos no está completamente preservado y además no hay ejemplares completos, no se sabe con certeza la extensión que habría tenido el complejo temporal.

*Nasal* [**na**]: ocupan aproximadamente el 20% de la longitud total del cráneo. Su forma es más o menos ovalada, contactan antero-dorso-lateralmente con el rostrodermoetmoides y postero-dorso-lateralmente con los parietales, posteriormente con el dermoesfenótico y ventralmente con el anteorbital (Figura 4.14 y 4.15).

### **Huesos de la región orbitaria**

*Infraorbital* [**Io**]: la serie infraorbital no está preservada en su totalidad en ninguno de los ejemplares estudiados pero en el ejemplar MOZ-Pv 3081a, pudo reconocerse el infraorbital 1 [**Io1**] ubicado en el borde ventral de la órbita. El primer infraorbital o [**Io1**] de los Pachycormiformes es el elemento más grande de la serie infraorbitaria, en MOZ-Pv 3081a es un elemento elongado cuyo extremo posterior es más ancho que el anterior; presenta el margen dorsal cóncavo y está recorrido medialmente por el canal sensorial. Un infraorbital de similares características fue observado en *Pachycormus macropterus* (véase: Mainwaring 1978 p. 10 fig. 2). En otros ejemplares (por ejemplo: MOZ-Pv 4077) pudieron ser reconocidos algunos infraorbitales completa o parcialmente desarticulados (Figura 4.17). Los infraorbitales tienen forma rectangular o más o menos triangular y están atravesados por el canal sensorial infraorbitario [**cio**].

En general, el número de infraorbitales citado para los Pachycormiformes es de al menos 9 (Mainwaring 1978, Lambers 1992). Sin embargo, tanto en los ejemplares argentinos como en los ejemplares alemanes examinados no ha sido posible determinar con precisión la totalidad de infraorbitales mencionados en la literatura. Los infraorbitales han sido descritos para *Pachycormus macropterus* por Woodward (1895), Lehman (1949), Wenz (1968) y posteriormente por Mainwaring (1978).

*Anteorbital* [**Ao**]: no ha podido ser reconocido en ninguno de los ejemplares argentinos objeto de estudio.

*Suborbital* [**sob**]: el número de suborbitales presente en los Pachycormiformes es 2. En Pachycormiformes gen. et sp. nov. A están bien desarrollados, son muy delgados y están ornamentados con finos tubérculos. Se disponen cubriendo al hiomandibular (Figuras 4.12, 4.17 y 4.29).

### **Serie opercular**

*Preopérculo* [**pop**]: en general el preopérculo está parcialmente preservado (MOZ-Pv 3081b y MOZ-Pv 1160 a-b, entre otros). Está recubierto anteriormente por el borde posterior de los suborbitales (condición que fue mencionada anteriormente por Stensio [1947] en la evolución de los Palaeonisciformes a los Holósteos). El preopérculo de los Pachycormiformes tiene forma de medialuna, el canal sensorial principal se ubica en el borde anterior. Ventralmente presenta numerosos canales pequeños (Figura 4.29).

*Opérculo* [**Op**]: es un hueso triangular con el borde ventral redondeado (MOZ-Pv 4077 y MOZ-Pv 1160b). El preopérculo se preservó con su cara interna expuesta en MOZ-Pv 4077, en la cual se diferencia la fosa de articulación para el hiomandibular. Esta fosa se ubica en el extremo superior y anterior del opérculo y de ella parte una quilla que se extiende hacia el margen posterior (Figura 4.17). Por otro lado, en el ejemplar MOZ-Pv 1160b, la morfología externa del opérculo está parcialmente desdibujada por causas preservacionales. Sin embargo, es posible distinguir la forma triangular anteriormente descrita observándose además la ornamentación externa del opérculo, que consta de pequeños tubérculos y/o gránulos (Figura 4.29). Un opérculo de similares características se observa en *P. macropterus* (Lehman 1949 fig. 2 p.13) e *Hypsocormus insignis*

(Woodward 1895 fig 40 p. 393). En el ejemplar MOZ-Pv 4077 se observan además manchas circulares más claras que podrían representar el patrón de coloración del pez en vida (Figura 4.17C).

**Mandíbula superior-** El extremo anterior de la mandíbula superior está formado por el rostrodermoetmoides que fue descrito más arriba.

*Premaxilar* [**Pmx**]: es corto y posee una hilera externa de al menos 14 dientes cónicos pequeños que aumentan de tamaño caudalmente (los dientes más grandes de la serie representan aprox. 9% de la long. total del premaxilar, mientras que los más pequeños representan aprox. un 3%) (Figura 4.13). Además, el premaxilar de *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A, posee un diente ubicado lingualmente, éste representa aproximadamente el 26% de la longitud total del premaxilar y se ubica de forma perpendicular. Contrariamente, *Orthocormus teyleri* tiene 3 dientes de mayor tamaño en la hilera interna del premaxilar, *Hypsocormus insignis* posee un diente de mayor tamaño ubicado lingualmente en el premaxilar pero a diferencia de lo observado en *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A, el diente se dispone casi paralelamente al premaxilar. En general *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A tiene los dientes de la hilera externa del premaxilar levemente curvados hacia atrás. El premaxilar de *Orthocormus* sp. (Arratia y Schultze [en prensa]) tiene varias series de dientes cónicos pequeños ubicados irregularmente más un gran diente cónico ubicado en la mitad posterior (Arratia y Schultze en prensa). El premaxilar de *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A habría sido una estructura inmóvil o de movilidad muy reducida.

*Maxilar* [**Mx**]: es un hueso delgado y elongado que representa aproximadamente el 50% de la longitud total del cráneo. No se ha observado ornamentación alguna. Presenta el extremo posterior curvado hacia abajo (en un ángulo de aprox. 120° - 130°). Posee una hilera de dientes cónicos más pequeños que los presentes en la mandíbula inferior. Los dientes están uniformemente distribuidos y curvados hacia delante, esto es con el borde anterior cóncavo y el posterior convexo (MOZ-Pv 3081a), o bien presentan ambos bordes rectos y se disponen inclinados hacia delante (MOZ-Pv 1160a-b). En el ejemplar MOZ-Pv 3081b, se observa una hilera externa de dientes más pequeños que los de la

hilera interna. En el resto de los ejemplares, debido al estado de preservación o bien al proceso de preparación del material, no fue posible identificar los pequeños dientes de la hilera externa. El extremo anterior del maxilar es delgado, similar al presente en algunos representantes de la familia Caturidae (p. ej., *Caturus furcatus* Agassiz), pero a diferencia de éstos, en Pachycormiformes gen. et sp. nov. A el maxilar contacta con el premaxilar en su superficie dorsal, sino en el extremo terminal (comparar Figuras 4.18 y 4.19). Otra característica que diferencia el maxilar de los Pachycormiformes, en especial el de Pachycormiformes gen. et sp. nov. A, del presente en los Caturidae, Furidae y Amiidae es la ausencia en el sector posterior de una muesca o escotadura. El extremo posterior del maxilar de Pachycormiformes gen. et sp. nov. A es redondeado (comparar Figuras 4.18 y 4.19).

*Supramaxilar* [**Smx**]: al no haber podido ser identificado en ninguno de los ejemplares estudiados (y bien preservados) se asume que está ausente. Sin embargo este hueso ha sido descrito en numerosos géneros y está presente en *Notodectes argentinus*. La posición del supramaxilar en los paquicórmidos es postero-dorsal al maxilar (vs. dorsal al maxilar en teleósteos). En todos los géneros en los que pudo ser reconocido, es redondeado a ovalado (vs. rectangular o triangular en por ejemplo los catúridos). El supramaxilar está ausente también en *Orthocormus* nov sp. A (Arratia y Schultze en prensa).

**Mandíbula inferior**- La mandíbula inferior de Pachycormiformes gen. et sp. nov. A es robusta y no se extiende más allá de la mandíbula superior. Cada rama mandibular se ensancha posteriormente y está constituida por varias osificaciones de las cuales destaca, por su gran desarrollo, el dentario. En los ejemplares preservados en tres dimensiones pudo observarse que cada rama mandibular tiene forma de “V” en sección transversal (sin embargo, ver más abajo). Al igual que en todos los miembros de la familia, en Pachycormiformes gen. et sp. nov. A el extremo anterior del dentario se curva hacia arriba. El ángulo de curvatura es variable entre los distintos miembros del orden y se debe a la presencia de al menos una placa coronoidea anterior (vs. ausencia de placas coronoideas en teleósteos [véase: Capítulo 5]). Esta curva en ningún caso es muy pronunciada y en Pachycormiformes gen. et sp. nov. A es similar a la presente en



*Notodectes argentinus*, *Orthocormus* e *Hypsocormus*. Anteriormente ambas ramas mandibulares se unen por medio de una sutura vertical. La articulación de la mandíbula inferior y superior se ubica muy por detrás de la órbita, como en todos los representantes de la familia, lo cual implica una apertura mandibular amplia.

**Dentario [D]**: es el hueso más grande de la mandíbula inferior, ocupando más del 70% de su longitud total. Es un hueso robusto que se ensancha progresivamente hacia el extremo distal. El margen dorsal del dentario es recto casi en la totalidad de su longitud, pero el extremo más anterior (ca. 11,46% del total del dentario) se curva levemente hacia arriba (Figuras 4.12, 4.14 y 4.16). En corte transversal tiene forma de “r” (MOZ-Pv 1160 a-b) en cuyo margen superior se ubican los dientes. Poseen dos hileras de dientes, de las cuales la interna está mucho más desarrollada que la externa (Figura 4.16). Los dientes son cónicos, de sección circular y se disponen perpendicularmente al margen del hueso o bien, levemente inclinados hacia adelante. En el extremo anterior de cada rama del dentario hay un diente levemente más robusto que los inmediatamente posteriores. Este diente se dispone inclinado hacia adelante y está curvado hacia atrás, dirigiéndose hacia fuera de la boca, es posible que este diente no sea del dentario sino de la placa coronoidea anterior tal y como puede observarse en la Figura 4.16). Las especies del género *Orthocormus* poseen también dientes procumbentes en el dentario. El dentario está recorrido ventralmente por el canal sensorial mandibular [**cs**m] que en el ejemplar (MOZ-Pv 3081a), se preservó como un delgado tubo relleno de sedimento (Figura 4.19). En el resto de los ejemplares el canal sensorial mandibular se preservó como una impresión o bien es difícil de visualizar.

La cara externa de la mandíbula inferior se compone además del dentario, por el *angular* [**Ang**], hueso más o menos triangular que se ubica en el extremo postero-ventral de la mandíbula inferior y el *surangular* en el margen postero-dorsal de la mandíbula inferior. Mainwaring (1978 p. 13 fig. 4) figura que en *Pachycormus macropterus* el canal sensorial mandibular recorre el angular en su porción más ventral, esta condición no pudo observarse en ninguno de los ejemplares estudiados.



*Surangular* [**sa**]: no pudo ser individualizado en ninguno de los ejemplares de *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A ya que, como fuera descrito por Mainwaring (1978 p. 20), resulta difícil reconocerlo en aquellos peces que se preservan con la boca cerrada ya que queda oculto por el maxilar.

La serie interna de huesos que componen cada rama mandibular comprenden el prearticular, articular y un número variable de placas coronoideas.

*Articular* [**art**]: es robusto, pero muy difícil de reconocer debido a la preservación de los huesos en ese sector y por la posición que ocupa en la mandíbula (entre el prearticular y el angular). El articular forma la fosa de articulación para el cuadrado y el proceso coronoideo (Patterson 1973, Mainwaring 1978 p. 21).

*Prearticular* [**part**]: es un hueso delgado que pudo ser identificado en el ejemplar MOZ-Pv 4077 en donde se encuentra desplazado de su posición original. La superficie del prearticular de *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A, está cubierta por numerosos dientes, muy pequeños dispuestos uniformemente. El prearticular fue descrito en detalle por Mainwaring (1978) para *Pachycormus macropterus*.

*Placas coronoideas* [**pcor**]: la posición de la gran placa coronoidea anterior se evidencia en todos los representantes de *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A debido a la curvatura más o menos pronunciada en el sector anterior del dentario. Esta curvatura había sido notada por Lambers (1992) al examinar numerosos ejemplares de la familia. En el ejemplar MOZ-Pv 3071 se pudo reconocer la posición y morfología de la placa coronoidea (Figura 4.16). Al parecer *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A posee sólo una placa coronoidea globosa. La placa coronoidea de *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A posee un gran diente cónico anterior el cual está curvado hacia atrás y ornamentado con estrías longitudinales. Hay al menos otros dos dientes cónicos levemente más pequeños ubicados posteriormente así como numerosos dientes muy pequeños (Figura 4.16).

Entre los materiales examinados pudo reconocerse una gran placa coronoidea con al menos 6 dientes en *Hypsocormus insignis* (JM SOS 3554, Figura 4.9), y al menos 3 placas con 5 dientes o más en *Pachycormus* sp. (SMNS 51031).

Por otro lado, Mainwaring (1978 p. 21) menciona la presencia de al menos 8 placas coronoideas en *P. macropterus*. *Australopachycormus hurleyi* posee una gran placa coronoidea con al menos dos grandes dientes (Kear 2007 p. 1034 fig 1)). La presencia de placas coronoideas en los paquicórmidos llama la atención cuando este grupo es ubicado dentro de Teleostei ya que los teleósteos carecen de placas coronoideas (de Pinna 1996 véase: Capítulo 5).

*Placa gular [G]*: en Pachycormiformes gen. et sp. nov. A la placa gular es triangular y posee el extremo anterior agudo. Cubre ventralmente la porción anterior de ambas ramas del dentario. No se observa ornamentación. En comparación con la placa gular presente en *Pachycormus macropterus*, la placa de Pachycormiformes gen et sp. nov. A tiene el extremo anterior más agudo (Figura 4.19). Por otro lado, la placa gular de Pachycormiformes gen et sp. nov. A es más triangular y angosta, no tan redondeada como la que exhiben los catúridos y ámidos; asimismo no presenta ornamentación aparente como la que sí está presente y muy bien desarrollada en por ejemplo *Caturus furcatus* (véase: pág. 117 fig. 6 de Lambers 1992).

#### **Aparato suspensorio y huesos del paladar**

El suspensorio en los paquicórmidos está compuesto por el hiomandibular, cuadrado, simpléctico y los huesos pterigoides (ectopterigoides, endopterigoides, entopterigoides) (Figura 4.20 y 4.21). Mainwaring (1978) menciona también la participación del cuadratojugal parcialmente fusionado al cuadrado en *Pachycormus macropterus*.

*Hiomandibular [Hio]*: al igual que en todos los representantes de la familia, el hiomandibular de Pachycormiformes gen. et sp. nov. A está inclinado fuertemente hacia atrás. Posee un proceso opercular bien desarrollado, robusto y corto. El margen superior e inferior aparentemente permanecen cartilaginosos.

*Cuadrado [q]*: es triangular y sólo pudo ser reconocido en el holotipo (Figura 4.22). Su extremo inferior forma el cóndilo, fuertemente osificado y convexo, que articula con la mandíbula inferior en la fosa formada por el articular. Desde el cóndilo se produce una constricción, a partir de la cual el hueso se expande adoptando una forma flabeliforme. No se observó la presencia del cuadratoyugal [qj] ni de proceso posterior del cuadrado (proceso que sí está

presente en los teleósteos). El simpléctico se reconoció en el mismo ejemplar pero su relación con la articulación mandibular se desconoce. Mainwaring (1978) menciona la presencia de cuadradoyugal en *Pachycormus macropterus* y afirma que el simpléctico articula en una foseta poco profunda ubicada en la parte medial del cuadrado y no participa en la articulación mandibular (véase: Figura 4.23). En los teleósteos el simpléctico no articula con la mandíbula inferior mientras que en los halecomorfos (catúridos, ámidos y fúridos) el simpléctico interviene activamente en la articulación mandibular (doble articulación). Por otro lado y como fuera mencionado anteriormente, el cuadrado de los teleósteos tiene un proceso posterior característico, que no está presente en los paquicórmidos (véase: Capítulo 5).

*Paraesfenoides* [**Psp**]: fue distinguido en el holotipo y en MOZ-Pv 4077. Es un hueso largo, relativamente ancho, que se ensancha más aún en el sector anterior, tomando la forma de una “T” y origina el *proceso ascendente del paraesfenoides* (Figura 4.12B y 4.17). En sección transversal, también tiene forma de “T”. Los forámenes para el paso de la carótida interna descritos por Mainwaring (1978 p. 23 fig. 5) no pudieron ser identificados en los materiales argentinos ni en los materiales examinados en colecciones extranjeras. La presencia de foramen para el paso de la carótida interna ha sido utilizado para agrupar a los paquicórmidos con los teleósteos. Sin embargo este carácter es difícil de observar en el material fósil disponible y en las matrices de datos está representado por [?]. Asimismo, este carácter se utilizó también para agrupar a los aspidorrínquidos con teleósteos pero se ha comprobado que no hay un foramen para el paso de la carótida interna performando el paraesfenoides en estos peces, contrariamente la carótida interna pasa por una muesca en el borde del paraesfenoides sin perforarlo (véase: Brito 1997 y Capítulo 5 de esta tesis). La superficie ventral del paraesfenoides está cubierta por pequeños dientes romos similares a los presentes en el prearticular. La superficie externa del paraesfenoides es convexa y la interna levemente cóncava.

#### **Aparato branquial y arco hioideo-**

Ninguno de los ejemplares argentinos presenta el aparato hioideo y/o aparato branquial completo y/o bien preservado.

*Ceratohial* [**CH**]: cada ceratohial está compuesto por dos partes el ceratohial anterior y posterior respectivamente. En la mayoría de los ejemplares se preservaron los *ceratohiales anteriores* [**CHa**], los cuales están bien desarrollados. El ceratohial anterior es fuerte, rectangular, levemente curvo, con una constricción poco marcada en el sector medio. La superficie interna es cóncava y la externa levemente convexa. En el ejemplar MOZ-Pv 3081b se preservaron numerosos radios branquiostegos (más de 17), dispuestos sobre el amplio ceratohial anterior. Los *ceratohiales posteriores*, *hipohiales* e *interhiales* no pudieron ser reconocidos en ninguno de los ejemplares.

La canastilla branquial está completamente desarticulada y muchos de los elementos no se preservaron. Sin embargo en varios ejemplares (p. ej., MOZ-Pv 1160a-b; MOZ-Pv 3081a) pudieron reconocerse los *ceratobranquiales* [**cbr**] y *epibranquiales* [**ebr**], que son huesos delgados, largos y de aproximadamente 5 mm de ancho. Todos los ceratobranquiales están comprimidos lateralmente. Los ceratobranquiales preservados en MOZ-Pv 3081a, fueron interpretados como posiblemente los primeros (I, II y III) (por comparación ver: Mainwaring 1978 p. 39).

En la región branquial del holotipo de *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A y asociadas a la canastilla branquial, se preservaron varias placas dentadas desarticuladas que se interpretan aquí como placas branquiales. Cada una de estas placas posee tres grandes dientes cónicos ornamentados con estrías, de los cuales el medio es más largo que los laterales. Los dientes de la placa branquial representan aproximadamente el 80% del largo total de la placa. Cada placa branquial está cubierta además por numerosos dientes pequeños uniformemente distribuidos en toda la superficie. Los dientes grandes del sector central están curvados hacia atrás en algunos casos (Figura 4.24A). Durante el proceso de preparación se observaron también placas dentarias elongadas completamente desarticuladas pero asociadas a la zona branquial. Placas similares han sido descritas para *Pachycormus macropterus* (Mainwaring 1978), aunque el tamaño es mucho mayor en los ejemplares argentinos. De igual modo, Lambers (1992) ilustró placas similares presentes en *Asthenocormus titanius* (Lambers 1992 p. 212 y Figura 4.24B). Estas placas branquiales son comunes por ejemplo entre los halecomorfos en *Amia calva* (Grande y Bemis 1998 p. 100 fig. 55).

### **Eje axial y elementos asociados-**

En los Pachycormiformes, la notocorda es persistente durante toda la vida. Los ejemplares argentinos, al igual que todos los paquicórmidos examinados, no presentan cuerpos vertebrales osificados, no hay autocentro aunque si arcoentros bien desarrollados (algunos ejemplares pueden presentar también cordacentro). Los arcoentros dorsales son redondeados y tienen un corto proceso anterior probablemente dorsal al tubo neural. Las espinas neurales asociadas son cortas y se disponen en un ángulo de aproximadamente 40° respecto de la horizontal. No se pudo comprobar cuantas espinas son impares y cuantas pares debido a que en el sector anterior del cuerpo los arcoentros están desplazados y las espinas parcialmente preservadas. En el holotipo (donde el pez está representado sólo por el extremo anterior del cuerpo), se contaron aproximadamente 45 arcoentros dorsales aunque es probable que el número sea mayor. Las costillas articulan con los arcoentros ventrales que son mas o menos cuadrados. La parapófisis son cartilaginosas. Los arcos neurales, hemales y sus respectivas espinas están bien desarrollados. Los arcoentros están mineralizados y las espinas están bien osificadas (Figura 4.25).

*Huesos intermusculares: Supraneurales [sn]* (Figura 4.26): en el extremo anterior del cuerpo, por delante de la aleta dorsal, se distinguen los supraneurales que son estructuras impares, independientes, delgadas y bien osificadas y que articulan con las espinas neurales. Al igual que en *Pachycormus* parecen estar restringidos sólo a la parte anterior del cuerpo y no alcanzan la aleta dorsal como sí sucede en *Orthocormus*. Los supraneurales de Pachycormiformes gen. et sp. nov. A son largos, delgados y sigmoidales.

*Costillas pleurales [cpl]*: no están fusionadas a los arcos, similar a lo observado en *Orthocormus cornutus*. Las costillas son delgadas y las del sector anterior están curvadas. Hacia el sector posterior se van inclinando progresivamente hacia la horizontal. Las costillas más anteriores tienen sus extremos distales rotos.

#### 4.3.2.3. Esqueleto apendicular-

Dentro de este apartado se hará mención, además de al esqueleto apendicular. Ninguno de los representantes argentinos estudiados en esta tesis poseen las aletas dorsal y anal preservadas.

No puede mencionarse nada respecto de la cintura pélvica ya que no está preservada en ninguno de los ejemplares estudiados. Por otro lado, la cintura escapular está bien desarrollada y es robusta. Los elementos dérmicos que la componen están parcialmente preservados.

#### Cintura escapular-

*Cleitro* [**CI**]: está bien desarrollado y pudo ser reconocido en el holotipo de *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A (Figuras 4.12, 4.26, 4.28 y 4.29). Está formado por dos ramas de similar longitud. Ambas ramas forman una “L” amplia, cuya rama vertical está fuertemente inclinada hacia adelante. La aleta pectoral se une a la cintura en la rama horizontal en el ángulo de unión entre ambas ramas del cleitro. Lambers (1992) menciona que el cleitro es el elemento más robusto de la cintura escapular de *Hypsocormus insignis*. La cintura escapular de *Asthenocormus titanius* se desconoce, y los elementos de la cintura escapular de *Orthocormus cornutus* no fueron descritos por Lambers (1992). Sin embargo, el examen de *O. cornutus* (JM SOS 3571) revela que como en *Hypsocormus insignis*, el cleitro es el elemento dérmico más desarrollado.

Los elementos endoesqueletarios (escápula, coracoides y mesocoracoides) no pudieron ser reconocidos en ninguno de los ejemplares argentinos estudiados. Sin embargo, fueron descritos en detalle por Mainwaring (1978) para *Pachycormus macropterus* y brevemente descritos y figurados por Friedman *et al.* (2010) para *Bonnerichthys gladius* y *Protosphyraena* sp.. En estas especies, la morfología de la cintura escapular es similar, presentando una osificación principal con una sutura que se ubica entre la región mesocoracoidea y escapular; ausencia de foramen escapular; placa coracoidea ubicada ventro-medialmente, formando la fosa glenoidea (donde articula el último radial proximal), no hay desarrollo del proceso coracoideo anterior. Además, el coracoides está perforado por 3 forámenes. Los elementos endoesqueléticos de la

cintura escapular de *Orthocomus* e *Hypsocormus* no fueron previamente descritos, quizás debido a la escasa preservación de este sector. Sin embargo, en el examen de *O. cornutus* (JM SOS 3571) e *H. insignis* (AS VI 4 a-b, SMNS 56650), pudo reconocerse que al igual que en *Pachycormus macropterus*, hay una osificación simple (coracoides + mesocoracoides + escápula) unida a la parte posterior de la rama horizontal del cleitro. En *H. insignis* se diferenciaron dos radiales principales (Figura 4.27A). El resto de los radiales, como así también los distales y el propterigio, no pudieron ser reconocidos.

*Supracleitro [ScI]*: pudo ser identificado en varios ejemplares (MOZ-Pv 1160a-b, MOZ-Pv 3081b) y al igual que en *Pachycormus*, está bien desarrollado, es rectangular y está aplanado transversalmente (Figuras 4.28A y 4.29). No fue posible identificar el canal sensorial en el extremo dorsal del supracleitro.

### **Aleta pectoral-**

La aleta pectoral de Pachycormiformes gen. et sp. nov. A está muy bien desarrollada y presenta los radios convexos anteriormente dándole a la aleta la forma característica de guadaña o *scythe like*, presente en todos los miembros de la familia (Wenz 1968, Mainwaring 1978, Lambers 1992) (Figura 4.28). El número total de radios de la aleta pectoral es aproximadamente 33. La primera porción de la aleta es considerablemente más larga que la posterior que tiene radios mucho más cortos. Los radios no están segmentados transversalmente y sólo se bifurcan, repetidas veces, en el sector distal. El patrón de bifurcación que exhiben (en "Y"), es el típico de la familia. Este patrón de bifurcación hace que los extremos más distales de los radios sean muy delicados. La longitud del margen anterior de la aleta es de aproximadamente 230% respecto de la longitud de la base de la aleta pectoral. El primer radio lepidotrico es ancho y corto (aprox. un 50% de la longitud total de la base de la aleta pectoral) de la serie. Su base es más amplia que la del resto de los radios lepidotricos que conforman la aleta pectoral. Los radios lepidotricos de la aleta pectoral de *Pachycormus*, *Orthocomus* e *Hypsocormus* (Wenz 1968, Lambers 1992) no presentan grandes diferencias respecto de los descritos para Pachycormiformes gen. et sp. nov. A. La longitud de la base de la aleta pectoral es de 490 mm aproximadamente (medida en el holotipo). La preservación del borde proximal de la aleta no es muy buena con lo



cual sólo se puede estimar el largo del primer lepidotrico. Cabe destacar que en *Orthocormus* y *Pachycormus*, el primer radio de la aleta pectoral es más corto y fuerte que el presente en los ejemplares argentinos. El segundo y tercer radio de la aleta forman el borde o margen de la aleta pectoral. Debido al estado de preservación de los elementos en esta zona, no fue posible observar la fulcra basales y/o fulcra marginales pero no se descarta completamente su presencia. Asimismo, el segundo y tercer radio de la aleta pectoral de Pachycormiformes gen. et sp. nov. A parecen estar bifurcados distalmente [vs. primeros dos lepidotricos indivisos en *Pachycormus macropterus* (Wenz, 1968)]. Los radios se bifurcan más de 5 veces (vs. 3 o 4 veces en *P. macropterus*). Los ejemplares de la familia que no presentan bifurcación distal de los radios de la aleta pectoral son *Protosphyraena* (ver: Lambers 1992 p. 263) y *Australopachycormus hurleyi* (Friedman *et al.* 2010). Los primeros radios de la aleta pectoral de Pachycormiformes gen et sp. nov. A están ornamentados con costillas longitudinales (Figura 4.28B).

#### **Aletas impares-**

En ninguno de los ejemplares argentinos estudiados se preservaron las aletas impares (dorsal, anal y caudal).

#### **Cintura y aletas pélvicas-**

En ninguno de los ejemplares argentinos estudiados se preservaron.

#### **4.3.2.4 Escamas-**

Las escamas [*sca*] presentes en los ejemplares argentinos estudiados en esta tesis son similares a las encontradas en otros representantes de la familia. Esto es, pequeñas, con escasa o nula presencia de ganoina. No se ha observado ornamentación en las escamas. En el holotipo de la especie (MOZ PV 1160b), las escamas están articuladas y preservaron el patrón de coloración (Figura 4.29).

#### **4.3.2.5 Discusión –**

Pachycormiformes gen. et sp. nov. A se diferencia de *Notodectes argentinus* por la siguiente combinación de caracteres: postparietales no unidos en la línea media



(vs. unidos en la línea media en toda su longitud en *N. argentinus*); complejo temporal de desarrollo incipiente (vs. ausente en *N. argentinus*); dos hileras de dientes en el dentario (vs. una hilera en *N. argentinus*); los dientes más grandes de la mandíbula inferior ornamentados con estrías longitudinales bien desarrolladas (vs. dientes con una quilla o en otros casos con una depresión en el sector medio y superior que les confiere una morfología particular. Esto es: circular en la base y ovalada en la parte media a superior en *N. argentinus*); mandíbula inferior con al menos un diente procumbente (vs. ausencia de dientes procumbentes en *N. argentinus*); dientes del dentario fuertemente inclinados hacia adelante (vs. dientes apenas inclinados hacia adelante en *N. argentinus*); ausencia de supramaxilar (vs. presencia de supramaxilar en *N. argentinus*).

#### 4.3.2.6 Comentarios finales

*Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A no tiene el rostrodermoetmoides prolongado formando un rostro pronunciado, como el que sí exhiben las especies del género *Orthocormus*. En algunos representantes de *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A el rostrodermoetmoides es igual o levemente más corto que la mandíbula inferior (por ejemplo: MOZ-Pv 1160). Una condición similar se observa en *Pseudasthenocormus* aunque en este el rostrodermoetmoides es mucho más corto que la mandíbula inferior (véase: Lambers 1992 fig. 12b). A diferencia del rostrodermoetmoides presente en *Pachycormus* (agudo y delgado), el de *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A es más ancho y el extremo terminal es más romo, recordando al de *Hypsocormus*. Por otro lado, los cráneos de *Pachycormus* e *Hypsocormus* son más angostos y largos en el sector anterior que el cráneo de *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A.

Respecto de la presencia de dermoesfenótico cerrando el borde dorsal de la órbita se puede mencionar que es una condición presente en varios actinopterigios primitivos; en los *Pachycormiformes*, esta condición es interpretada como secundariamente derivada (ver: Lambers, 1992). Sin embargo, el dermoesfenótico es conocido en unos pocos paquicórmidos (*Pachycormus macropterus* Lehman 1949, 1966; *Euthynotus incognitus* Wenz 1968; *Bonnerichthys gladius* y *Protosphyraena* spp. Friedman *et al.* 2010) debido a que

la mayor parte de los representantes de la familia tienen los huesos que rodean la órbita muy mal preservados. *Pachycormus* y *Euthynotus* tienen un largo proceso anterior que cierra completamente el borde dorsal de la órbita. Este tipo de dermoesfenótico ha sido clasificado como tipo 1b (Poplin 2004). En al menos un representante del género *Orthocormus* (i.e. *Orthocormus* nov. sp. A Arratia y Schultze en prensa), el dermoesfenótico no forma la totalidad del margen dorsal de la órbita (véase: Arratia y Schultze en prensa).

No se lograron diferenciar claramente los huesos que conforman el complejo temporal. Según Lambers (1992 p. 272-273) está formado por distintos huesos; a saber: en *Pachycormus* e *Hypsocormus* tanto frontales (de la antigua terminología) y parietales (de la antigua terminología) están involucrados. Sin embargo la mayor parte del complejo temporal está formado por los posttemporales. Witzel (1930) interpretó que en *Orthocormus*, el complejo temporal estaba formado por los supratemporales. Estudios más recientes efectuados sobre ejemplares bastante bien preservados pertenecientes al género *Hypsocormus* permitieron hipotetizar que el complejo temporal estaría formado en gran parte por el posttemporal y en menor medida por el supratemporal (Lambers 1992 pág. 272). En *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A el complejo temporal contaría con la participación parcial de los postparietales [parietales de la antigua terminología]. El complejo temporal está bien desarrollado en *Hypsocormus* y *Orthocormus*, en donde se proyecta hacia delante por encima de los parietales y frontales. Estaría ausente o sería incipiente en *Saurostomus* (Woodward 1919, Mainwaring 1978). *Euthynotus* y *Sauropsis* aparentemente habrían perdido el complejo temporal (Lambers 1992).

Entre los paquicórmidos, la presencia de complejo temporal es considerado aquí un carácter adquirido independientemente (=convergencia =homoplasia). La reducción de dicho complejo representaría una condición derivada presente en *Orthocormus* nov. sp. A (Arratia y Schultze en prensa) y *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A.

En ninguno de los ejemplares asignados a *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A pudo observarse la serie completa de infraorbitales, de igual modo, en ningún representante del orden, ni siquiera en las fotografías de los ejemplares que ilustran trabajos referentes al orden (p. ej., Lehman 1949, Wenz 1968,

Mainwaring 1978, Lambers 1992). Únicamente pudo comprobarse el gran número de infraorbitales (9 o más) en los dibujos interpretativos. De acuerdo con la literatura, los infraorbitales se preservan en pocos ejemplares debido a su naturaleza delicada (Lambers 1992). Lambers (1992) menciona que en algunos especímenes se conoce el número total de infraorbitales [p. ej., *Hypsocormus insignis*, "*H. macrodon*" (entre 7 y 9); *Pachycormus* (9) y *Euhynotus*, (6)] (véase: Lambers 1992 pág. 261). El primer infraorbital de Pachycormiformes gen. et sp. nov. A se ubica postero-ventralmente a la órbita y presenta el borde posterior expandido dorso-ventralmente; seguramente y al igual que en todos los Pachycormiformes, es el infraorbital más grande de la serie.

El gran número de infraorbitales presentes en los paquicórmidos así como la presencia de un infraorbital debajo de la órbita es considerado un carácter derivado (véase: Lambers 1992).

Respecto del premaxilar, algunos miembros del orden (i.e., *Orthocormus*, "*Hypsocormus*" *macrodon* y *Pseudoasthenocormus*) tienen uno o dos dientes cónicos grandes que en la mayor parte de los casos, son rectos y están inclinados (en mayor o menor medida) hacia la horizontal. Otros, como *Protosphyraena*, presentan 5 dientes muy grandes en el premaxilar. El premaxilar de Pachycormiformes gen. et sp. nov. A presenta una hilera externa de dientes cónicos cuyo tamaño aumenta desde el sector anterior al posterior. *Saurostomus*, *Euhynotus*, *Pachycormus*, *Sauropsis*, *Hypsocormus* y *Pseudoasthenocormus* tienen una hilera de dientes cónicos todos de igual tamaño. Pachycormiformes gen. et sp. nov. A tiene además un diente de mayor tamaño ubicado lingualmente respecto de la hilera externa, este diente es perpendicular al hueso. Contrariamente, *Hypsocormus*, *Orthocormus* y *Pseudoasthenocormus* que también poseen un diente de mayor tamaño, éste se ubica inclinado hacia la horizontal, paralelo al hueso.

La presencia de dientes pequeños y de tamaño uniforme en el premaxilar es un carácter primitivo que se encuentra presente en otros peces como por ejemplo *Amia*, "*foliodóridos*" y aspidorrínquidos. Contrariamente, la presencia de dientes de mayor tamaño en el premaxilar, es considerado un carácter derivado. Un premaxilar con uno o más dientes de mayor tamaño presentes en la hilera lingual o interna es considerado aquí un carácter compartido por *Orthocormus*,

*Hypsocormus* y Pachycormiformes gen. et sp. nov A. La presencia de un solo diente en la hilera interna del premaxilar que se ubica perpendicularmente al hueso es interpretada aquí como única de Pachycormiformes gen. et sp. nov A. Asimismo, la presencia de 5 grandes dientes cónicos en el premaxilar es una autapomorfía de *Protosphyraena* (Lambers 1992).

El maxilar presente en algunos géneros (p. ej., *Sauropsis*, *Hypsocormus*, *Pseudoasthenocormus*, *Orthocormus* y *Protosphyraena*) posee, además de los dientes de la hilera principal, una hilera de dientes marginales más pequeños. Esta característica está presente en varios peces predadores como *Amia*, *Caturus*, *Furo* algunos ofiósidos y en los aspidorrínquidos. Los paquicórmidos *Pachycormus* y *Euthynotus* presentan una hilera simple de dientes cónicos, grandes, no tienen hilera de dientes marginales. De esta manera, la presencia de una hilera de dientes marginales o dentículos marginales en el maxilar de Pachycormiformes gen. et sp. nov A, es considerado un carácter derivado y único entre los paquicórmidos.

Por otro lado, algunos caracteres de la mandíbula inferior de los Pachycormiformes [i.e., proceso coronoideo bajo y abertura mandibular amplia (articulando por detrás de la órbita)], confieren a la mandíbula un aspecto “primitivo” similar al presente en los peces paleonisciformes. Contrariamente, en otros grupos (p. ej., semionótidos, ámidos y parasemionótidos), la apertura mandibular es menor y considerablemente más pequeña. En estos grupos la articulación está justo por debajo de la órbita. Asimismo, la presencia de un hiomandibular fuertemente inclinado hacia atrás hace que la articulación mandibular sea posterior y es otro carácter considerado primitivo y compartido con, por ejemplo, los peces paleonisciformes.

De este modo, la poderosa y amplia mandíbula inferior de gran apertura, así como la presencia de un proceso coronoideo bajo, se consideran autapomorfías de los Pachycormiformes. Siendo la gran apertura de la mandíbula inferior un carácter adquirido secundariamente (homoplasia).

El dentario con el margen dorsal, portador de dientes, recto en casi la totalidad de su longitud a excepción de la curvatura anterior es un carácter compartido por todos los Pachycormiformes y exclusivo de este grupo de peces.

La curvatura anterior del dentario se debe a la presencia de una gran placa coronoidea anterior. Lambers (1992 p. 260) menciona la presencia, en todos los miembros del orden (aunque de menor desarrollo en *Pachycormus*, *Saurostomus* y *Sauropsis*), de un espesamiento del dentario a nivel del premaxilar desde el cual la mandíbula desciende hasta la sínfisis “...approximately opposite to the premaxilla the lower jaw bears a dorsal thickening and slopes obliquely downwards towards the symphysis...”. Este carácter está mal expresado y donde dice desciende debería decir asciende, de hecho Lambers (1992), unos renglones más abajo, cuando compara el dentario de *Aspidorhynchus* con el de los Pachycormiformes menciona que el engrosamiento del dentario es producido por el desarrollo de una gran placa coronoidea anterior, lo cual resulta en una elevación de la parte anterior del dentario. En el examen de los ejemplares europeos y argentinos este carácter pudo ser observado en *Orthocormus cornutus* (JM SOS 3571), *O. teyleri* (holotipo T. 14836), *Hypsocormus insignis* (holotipo AS VI 4a+b, JM SOS 539a, JM SOS 3554, MBf. 1547, SMNS 5650), *Pachycormus bollensis* (SMNS 18189) presentando menor desarrollo en *Pachycormus* sp. (SMNS 2472, SMNS 5104), *Saurostomus* cf. *esocinus* (SMNS 12576), *Pseudoasthenocormus retrodorsalis* (BSP 1956. I. 361), *Asthenocormus titanius* (JM SOS 542a, JM SOS 3556). En Pachycormiformes gen. et sp. nov A, el arqueamiento o concavidad del dentario en oposición al premaxilar es menos pronunciado que en *Notodectes argentinus*. El marcado arqueamiento presente en *N. argentinus* fue interpretado por Cione y Pereira (1990) como una fractura en el hueso, esta interpretación es errónea. El dentario de los catúridos (*Caturus furcatus* AS VII263, JM SOS 3049, JM SOS 3365, *C. giganteus* JM SOS 3573) ofiósidos (*Ophiopsis* sp. JM ETT 1896, *O. procera* JM SOS 2256, *O. tenuatata* JM SOS 53038) semionótidos (Lambers 1992) y ámidos (*Solenhofenamia ovatus* JM SOS 3945), no presenta un arqueamiento ni engrosamiento anterior.

De este modo, la presencia de un arqueamiento en el extremo anterior del dentario debida a la presencia de una gran placa coronoidea anterior es interpretada como un carácter plesiomórfico y homoplásico presente entre los Pachycormiformes. Asimismo es un carácter único o autapomórfico del grupo.

En cuanto a la longitud del cráneo, se puede mencionar que los paucicórmidos (a excepción de los ejemplares edéntulos), presentan cráneos más

bien cortos en relación al cuerpo (véase por ejemplo: *Orthocomus* [Fig. 4.1 C-D], *Hypsocormus* [Fig. 4.1 E], *Sauropsis* [no ilustrado], *Pseudoasthenocormus* [Fig. 4.1 B]). Pachycormiformes gen. et sp. nov A tiene un cráneo proporcionalmente más corto que el observado en otros miembros del orden (Figura 4.12, 4.15 y 4.29) y con un complejo temporal (= complejo fronto-parietal, = *temporal boss*), de desarrollo incipiente. El complejo temporal de desarrollo incipiente es un carácter compartido y adquirido independientemente (homoplasico) en *Orthocormus* nov. sp. A (Arratia y Schultze en prensa) y Pachycormiformes gen. et sp. nov A.

Por otro lado, el rostrodermoetmoides de Pachycormiformes gen. et sp. nov A se prolonga levemente más allá de la sínfisis inferior pero no forma un rostro (como en *Orthocormus*), en ningún caso es más corto que la mandíbula inferior (como en *Saurostomus*). La presencia de un rostro pronunciado formado como prolongación del rostrodermoetmoides es considerado aquí un carácter compartido por *Protosphyraena*, *Orthocormus* y *Australopachycormus*. Sin embargo el desarrollo del rostro en estos tres géneros es diferente y se interpreta aquí al rostro de *Orthocormus* como una autapomorfía del género.

### **Pachycormiformes gen. et sp. nov. B**

(Figura 4.30- 31, 4.32C-D)

Pachycormidae indeterminado Cione, Gasparini, Leanza y Zeiss 1987 p. 19

Pachycormidae indeterminado Cione en Leanza y Zeiss 1990 p. 177 Lám. 37 fig. 3

Pachycormidae indeterminado Arratia y Cione 1996 p. 63

**Material:** MOZ-Pv 1533, aleta caudal casi completamente preservada, radios mayormente preservados como impresión (Figura 4.30, 4.32 C-D).

**Material referido:** MOZ-Pv 2606, lóbulo dorsal de aleta caudal con algunos radios desarticulados (Figura 4.31A); MOZ-Pv 2609, radios aislados de una aleta caudal (Figura 4.31B); MOZ-Pv 3719, aleta caudal parcialmente preservada (Figura 4.31C-D).

**Procedencia geográfica:** calizas litográficas de la cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos (38° 47'40"S; 70° 10'05"O), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén.

**Procedencia estratigráfica:** Grupo Mendoza, Formación Vaca Muerta, Miembro Catutos. Titoniano medio - superior temprano, Jurásico superior.

**Diagnosis del género** (basada en una combinación única de caracteres): aleta caudal de gran tamaño profundamente ahorquillada con lóbulos simétricos respecto del eje del cuerpo; ambos lóbulos forman un ángulo de 114 - 130° entre sí; presencia de numerosos radios en la aleta caudal (mayor a 70) [\*]; radios principales dorsales ubicados en un ángulo agudo respecto de la horizontal (66° aproximadamente); extremos proximales de los radios caudales dorsales y ventrales cubriendo a la placa hipural; radios no segmentados; bifurcación distal de los radios principales de la aleta caudal con patrón en “Y”; extremos terminales de los radios de la aleta caudal formando una estructura tipo paleta (*paddle-shape*); elementos vertebrales representados por arcocentros; placa hipural con expansiones dorsal y ventral y con borde posterior cóncavo [\*] (caracteres marcados con [\*] son únicos).

### 4.3.3 Estado general de preservación-

El estado general de preservación de los materiales es bueno. La mayor parte de los delicados elementos que componen la aleta caudal se han preservado casi completamente. Algunos radios se han conservados como impresiones. Ambos lóbulos describen un ángulo de aproximadamente  $114^{\circ}$  en el ejemplar tipo, mientras que en MOZ-Pv 3719 es de aprox.  $130^{\circ}$ .

Los radios principales del lóbulo dorsal de la aleta caudal se ubican en un ángulo de aproximadamente  $66^{\circ}$  respecto de la horizontal. Asimismo, las bases de los radios principales y posiblemente las bases de las fulcras basales están cubriendo a la placa hipural en su extremo dorsal.

Los ejemplares MOZ-Pv 3719 y MOZ-Pv 2606 son dos aletas caudales que se encuentran casi completamente preservadas. Hasta el momento no pudieron ser completamente preparadas de modo que su descripción así como su completa comparación serán realizadas como parte del proyecto postdoctoral. Sin embargo se incluyeron aquí porque presentan caracteres diagnósticos importantes que permiten su asignación taxonómica al grupo de los paucicórmidos edéntulos y en especial al material que aquí se describe en detalle (ver más adelante). MOZ-Pv 1533 representa una aleta caudal mayormente preservada como una impresión. Se han perdido los extremos distales de los lóbulos como así también los detalles distales de los elementos preurales del esqueleto caudal.

#### 4.3.3.1 Descripción

Aleta caudal ahorquillada, con ambos lóbulos simétricos respecto al eje del cuerpo, de gran tamaño, casi completamente preservada. Debido al estado de preservación de los materiales no ha sido posible reconocer escudos, ni fulcra marginales (=fringing fulcra). La distinción entre fulcros basales y radios principales es difícil de establecer. Sin embargo se puede mencionar que la aleta caudal está compuesta por numerosos radios principales (más de 70). Los radios principales no están segmentados, siendo este un carácter típico presente en todos los paucicórmidos edéntulos conocidos hasta el momento.

Distalmente los radios principales exhiben el patrón de ramificación y/o bifurcación en "Y", el cual al parecer es típico de todos los representantes de la



familia. Entre ambos lóbulos de la aleta hay 6-8 radios cortos, de base levemente más ancha que la observada en el resto de los radios. Las otras especies del orden presentan un número similar, 6 radios en *O. taylori* (Lambers 1988), 5-8 en *O. cornutus* (JM SOS 3460), 5 en *Pachycormus macropterus* (MBf. 12215), 5-7 en *P. curtus* (SMNS 55003), 5-6 en *P. bollensis* (SMNS 18189), 6-12 en *Pachycormus* sp. (varios ejemplares), 7 en *Sauropsis longimanus* (AS VII 1089, holotipo), 7 en *Sauropsis* sp. (JM SOS 3336 a+b), 7-8 en *Asthenocormus titanius* (JM SOS 542 a). En los ejemplares que aquí se describen, los radios entre ambos lóbulos, se bifurcan hasta 8 veces haciendo que sus extremos distales sean sumamente finos y delicados. El patrón de bifurcación de los radios de Pachycormiformes nov. gen et sp. B es similar al observado en *A. titanius* (JM SOS 542a). De todos los ejemplares examinados en esta tesis, *Pachycormus* es el único género que presenta las bases de los radios entre ambos lóbulos extremadamente fuerte. El patrón de bifurcación de los radios fue descrito por Wenz (1968 p. 132) para *Pachycormus*. En el ejemplar aquí estudiado, los radios entre ambos lóbulos se ramifican por primera vez a ca. 7 mm de su base. El resto de los radios de la aleta caudal se ramifican a una distancia de ca. 160 mm de su base, aunque con frecuencia la ramificación se produce a una distancia mayor.

Entre los Pachycormiformes, el número total de radios así como la diferenciación entre radios principales, procurrentes y fulcras basales resulta una tarea complicada debido a la gran cantidad de elementos presentes, la similitud entre algunos de ellos (p. ej., radios procurrentes y fulcras basales) sumado también a los efectos preservacionales de los elementos. Sin embargo, Lambers (1988, 1992) enumeró la cantidad de radios presentes en la aleta caudal de varias especies de paquicórmidos, por ejemplo menciona que *O. taylori* tiene 93 radios en la aleta caudal (50 en el lóbulo dorsal y 43 en el ventral), *O. cornutus* tiene 40 en el lóbulo dorsal y 38 en el ventral (SM. P. 1863), o 42 en el lóbulo dorsal y 41 en el ventral (JM SOS 3571). El examen posterior de algunos ejemplares reveló una mayor cantidad de radios en *O. cornutus* que los que fueran enunciados por Lambers (1992), esto es: 99 radios en JM SOS 3460 y 102 en JM SOS 3571. El examen de *H. insignis* reveló la presencia de 67 radios en la aleta caudal del ejemplar JM SOS 3554; aproximadamente 90 en JM SOS 3919; 45 radios principales, 4 accesorios y 17 fulcras basales en el lóbulo dorsal, 4 radios

accesorios y 10 fulcras basales en el lóbulo ventral del ejemplar JM SOS 539 a (vs. aproximadamente 27 radios principales de Lambers 1992); 16 fulcras en el lóbulo ventral y 2-3 radios accesorios en AS VI 4a (holotipo). Lambers (1992) describió la aleta caudal de *Asthenocormus titanius* (JM SOS 542), mencionando la presencia de aproximadamente 45 radios en cada lóbulo. El minucioso estudio del ejemplar JM SOS 542, hecho para esta tesis, reveló la presencia de un mayor número de radios (aproximadamente 102) en la aleta caudal. Por otro lado, el número de radios presentes en la aleta caudal de *Sauropsis* sp. (JM SOS 3336a), resultó ser mayor de 60 (Lambers 1992) y en *Euthynotus incognitus* (SMNS 87729) se contaron más de 30.

#### 4.3.3.2 Elementos constituyentes del esqueleto caudal

*Vértebras preurales [PU]*: los centros vertebrales no están osificados en los paucicórmidos. No hay desarrollo de cordacentro ni autocentro, de modo que las vértebras en Pachycormiformes nov. gen et sp. B están formadas únicamente por el arcocentro. Tanto como el estado de preservación del material lo permitió se pudieron distinguir 7 arcocentros hemales preurales (Figura 4.30). Las espinas de los arcocentros hemales de las vértebras preurales están bien osificados. Los arcocentros hemales de las vértebras preurales están fuertemente osificados como los que están presentes en *Hypsocormus insignis*, *P. curtus*, *P. macropterus* y *Pachycormus* sp. (ver: Wenz, 1968, Mainwaring 1978, Arratia y Lambers 1996). Asimismo, como en todos los miembros de la familia, los arcocentros y las espinas hemales están expandidos lateralmente. La expansión lateral de los arcos y espinas hemales decrece hacia el sector anterior (esto es, desde el arco hemal I al VII). Una masa cartilaginosa con diferente grado de osificación ocupa el sector central de cada arco hemal. Los arcos hemales de las vértebras preurales I, II y III están bien osificados y expandidos lateralmente. El resto de los arcos hemales son más pequeños y menos expandidos. La vértebra preural I está representada por un gran arco hemal y un parahipural masivo y bien desarrollado.

Los arcos neurales de las vértebras preurales I a VII no pudieron ser reconocidos. Sólo un elemento fue identificado como una posible espina neural de una vértebra preural (**en?**), ésta se dispone casi horizontal al eje axial. El

espacio que separa los arcos hemales de la espina neural es amplio. La disposición de los elementos del esqueleto caudal de *Pachycormiformes* gen et sp. nov. B recuerda al observado en *Asthenocormus titanius* JM SOS 542a (Neotipo).

*Placa hipural* [**HP**]: la placa está bien desarrollada, se ubica posteriormente al parahipural. Morfológicamente es un tanto particular ya que es relativamente ovalada o más o menos triangular, con forma “acorazonada” es decir que está expandida dorsal y ventralmente (Figura 4.30). La placa hipural de los *Pachycormiformes* es interpretada como el resultado de la fusión de un número indeterminado de hipurales. En algunos representantes de la familia se han preservado las suturas entre algunos de los elementos (ver: Mainwaring 1978, Arratia y Lambers 1996, entre otros). Incluso en *Hypsocormus insignis*, algunos elementos ubicados dorsalmente a la placa hipural fueron interpretados como hipurales no fusionados (Arratia y Lambers 1996 p. 194). En los ejemplares argentinos asignados a *Pachycormiformes* nov. gen et sp. B, la placa hipural (distinguible sólo en MOZ-Pv 1533), es ovalada a triangular y presenta el borde posterior cóncavo (Figura 4.30). No se observan suturas. La parte anterior de la placa es convexa y robusta, la parte media es más delgada y lateralmente está expandida. En la porción anterior se distingue dorsalmente el proceso hipural. Las bases de los radios caudales principales y posiblemente algunos fulcos basales están cubriendo el borde dorsal de la placa hipural (pudieron reconocerse al menos 6 elementos). En el sector posterior la placa es levemente cóncava, allí se alojan al menos 2 radios.

La superficie de la placa está delicadamente ornamentada. Como en todos los representantes de la familia, la placa hipural parece estar formada por una capa superficial de tejido óseo compacto cubriendo el hueso esponjoso. A diferencia de lo observado en *Pachycormus* sp., MOZ-Pv 1533 no exhibe fusión del parahipural con la placa hipural (ver: Arratia y Lambers 1996).

“*Uroneurales*” [**Un**]: en el ejemplar MOZ-Pv 1533 se pudieron distinguir 4 “uroneurales” muy mal preservados, en ninguno de ellos se observa la base ni el extremo distal. El centro de cada elemento está compuesto por tejido óseo

esponjoso. Los “uroneurales” están expandidos lateralmente y se adelgazan hacia los extremos.

*Espina neural* [**en?**]: en el holotipo se distingue un elemento fuertemente inclinado hacia el eje horizontal cuyo sector medio está ensanchado. Este elemento podría representar espina neural de un centro preural.

“*Epurales*” [**E**]: pudieron reconocerse 4 “epurales” más o menos robustos. Los extremos proximales están mal preservados. Los extremos distales no se han preservado en absoluto (Figura 4.30).

*Escudos* [**sc**]: no pudieron ser reconocidos en los materiales argentinos. Sin embargo, y debido a que el sitio se encuentra mal e incompletamente preservado no se pueden hacer conjeturas al respecto de la presencia o ausencia de estos elementos al menos hasta que más y mejor material sea encontrado.

*Fulcras*: el estado de preservación de los materiales argentinos hace difícil la diferenciación de fulcros basales (epi o hipoaxiales) así como de fulcros marginales (= *fringing fulcra*). Sin embargo y por comparación con materiales, cuyo esqueleto caudal está mejor preservado, se estima que algunos de los elementos que descansan sobre el margen dorsal de la placa hipural correspondan a fulcros basales epiaxiales.

#### 4.3.3.3 Discusión y comentarios

*Pachycormus* e *Hysocormus* presentan fulcra marginales (= *fringing fulcra*) en el margen de ambos lóbulos de la aleta caudal. En *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. B, las fulcros marginales no pudieron ser reconocidos con certeza debido a que la preservación no lo permitió. Sin embargo es probable que algunos de los elementos que están cubriendo dorsalmente a la placa hipural correspondan a fulcros basales epiaxiales.

En *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. B, no pudo reconocerse la presencia de escudo dorsal ni ventral. Sin embargo muchos paquicórmidos exhiben escudos en la aleta caudal, por ejemplo: *Pachycormus* e *Hypsocormus*, aunque en el escudo del primero es considerablemente más corto y ancho que del segundo. La presencia y/o ausencia de escudo dorsal y/o ventral en *Pachycormiformes* gen. et

sp. nov. B no se descarta completamente ya que el sector donde se encontrarían está escasamente preservado en todos los ejemplares examinados.

Pachycormiformes gen. et sp. nov. B no posee urodermales (elementos similares a escamas que se disponen sobre los radios en el lóbulo dorsal de la aleta caudal), los que sí han sido mencionados para algunos representantes del orden (*Orthocormus*). Recientemente, Arratia y Schultze (en prensa) han descrito por primera vez y en detalle una estructura inherente a la aleta caudal, la que han denominado *scaly caudal apparatus*. Esta estructura se ubica lateralmente a las bases de los radios principales y fulcros basales del lóbulo dorsal de la aleta caudal. El *scaly caudal apparatus* está compuesto por escamas altamente modificadas que sobresalen lateralmente formando un semicírculo a ambos lados de la base de la aleta caudal. Arratia y Schultze (en prensa) consideran que esta estructura constituye una evidencia más que apoya la hipótesis de que estos peces eran veloces nadadores de mar abierto.

En los peces alemanes examinados durante el desarrollo de esta tesis, he podido comprobar la presencia de *scaly caudal apparatus* [ca] en numerosos ejemplares (por ejemplo: JM SOS 3919 [preservado casi completamente el del lado izquierdo, se contaron al menos 12 escamas altamente modificadas], JM SOS 3554 [*Hypsocormus* en donde se preservó parcialmente el del lado izquierdo], SMNS 12576 [*Saurostomus esocinus* parcialmente preservado], SMNS 2472, SMNS 18189 (véase algunos ejemplos en: Figura 4.33).

A diferencia de lo observado en *Pachycormus* sp., en donde el arcocentro de la vértebra preural 1 está incluido en la placa hipural (véase: Arratia y Lambers 1996 fig. 4A-B), en Pachycormiformes gen. et sp. nov. B el arcentro de la primer vértebra preural está libre. Además, en *Pachycormus* sp., entre el uroneural 7 y la placa hipural se ubica un elemento que fue interpretado por Arratia y Lambers (1996) como un hipural. Pachycormiformes gen. et sp. nov. B no exhibe esta característica.

A diferencia de lo observado en *Euthynotus*, donde el lóbulo dorsal de la aleta caudal es más largo, con mayor número de radios que el lóbulo ventral, en donde ambos lóbulos son asimétricos y están dirigidos horizontalmente, en Pachycormiformes gen. et sp. nov. B los lóbulos son simétricos y los radios

caudales principales no están inclinados hacia la horizontal. Lóbulos asimétricos en la aleta caudal han sido reportados también en *Sauropsis* e *H. "macrodon"*.

La placa hipural de por ejemplo: *Orthocomus* y *Euthynotus*, tiene líneas de sutura. *Euthynotus* (Wenz 1968 fig. 69) presenta la parte distal de la placa hipural dividida. Sin embargo, la mayoría de los Pachycormiformes examinados tienen una placa hipural sin divisiones como la que se encuentra presenta el ejemplar Pachycormiformes gen. et sp. nov. B (Figura 4.30).

La presencia de lóbulos simétricos, numerosos radios en la aleta caudal, una placa hipural y una serie de "uroneurales", son caracteres considerados especializaciones del orden (Wenz, 1968, Patterson 1973, Lambers 1992). Sin embargo algunos representantes del orden no poseen tales características.

Pachycormiformes gen. et sp. nov. B al igual que otros miembros del orden no poseen centros vertebrales osificados, todos los centros vertebrales están representados por arcocentro bien desarrollado. Pachycormiformes gen. et sp. nov. B no presenta cordacentro desarrollado como el que si está presente en *Euthynotus* (Lambers 1992, Arratia y Lambers 1996 fig. 8, observ. personal), *Sauropsis*, *Pachycormus* y *Saurostomus* (Lambers 1992, observ. personal).

Pachycormiformes gen. et sp. nov. B es un paquicórmido porque comparte con este grupo de peces el hecho de presentar **ramificación distal de los radios con patrón en "Y"**, una placa hipural bien desarrollada, centros vertebrales representados por arcocentro y presencia de "uroneurales".

Pachycormiformes gen. et sp. nov. B es asignado aquí al grupo de los paquicórmidos edéntulos porque presentan todos los radios principales de la aleta caudal sin segmentación lo cual es un carácter exclusivo entre los géneros de paquicórmidos edéntulos (*Asthenocomus*, *Leedsichthys*, *Bonnerichthys*, *Martillichthys* y *Rhinconichthys*).

El análisis de los ejemplares argentinos, en particular MOZ-Pv 1533, reveló, a primera vista, cierta similitud con el neotipo de *Asthenocormus titanius* (Figura 4.32 A-B), en cuanto a la disposición de los elementos en la aleta caudal, forma relativa de la placa hipural y número de radios entre ambos lóbulos de la aleta. Sin embargo, el análisis filogenético realizado en esta tesis no ubica a Pachycormiformes gen. et sp. nov. B como taxón hermano de *Asthenocormus titanius* y los caracteres que permitirían diferenciarlos son relativos a la aleta

caudal. Lamentablemente las aletas caudales de *Asthenocormus titanius* y *Leedsichthys problematicus* no están bien preservadas y muchas estructuras no pueden ser comparadas. Sin embargo se considera a Pachycormiformes gen. et sp. nov. B un nuevo género y especie porque presenta un elevado número de radios caudales principales (más de 70 en cada lóbulo) (vs. 45 - 50 en *Asthenocormus titanius*) y una morfología particular de la placa hipural, la cual es diferente de la observada en *A. titanius*.

Lamentablemente entre los paquicórmidos, la mayor parte de los caracteres sinapomórficos de los distintos género y especies corresponden a cráneo y parte del esqueleto axial. Pocos son los estudios que analizan en detalle la composición del esqueleto caudal de estos peces (Arratia y Lambers 1996, Arratia y Schultze en prensa). Las diagnosis de *Orthocormus* y *Asthenocormus* incluyen la ausencia de fulcros basales en la aleta caudal (Lambers 1992 p. 188 y 207). Sin embargo entre los ejemplares examinados en esta tesis se han podido reconocer fulcros basales en la aleta caudal de *Orthocormus*. La condición de *Asthenocormus* permanece siendo una incógnita ya que la aleta y esqueleto caudal de los ejemplares asignados a este género no presentan un buen estado de preservación. Hasta donde se puede avanzar en este trabajo, resultó evidente que el material argentino de Pachycormiformes gen. et sp. nov. B no puede ser incluido dentro del grupo de los paquicórmidos con dientes sino que corresponde al grupo de los edéntulos y al no ubicarse como taxón hermano de *Asthenocormus*, se lo considera un nuevo género y especie (véase: capítulo 5 de esta tesis).

Es probable que la presencia y/o ausencia de fulcros basales y marginales (=fringing fulcra) así como su disposición puedan ser utilizados como herramienta taxonómica ya que han sido claramente definidos por Arratia (2008a, 2009). Por otro lado, la presencia de fulcros muy desarrollados y uno o más radios caudales principales formando el margen de los lóbulos de la aleta caudal (Arratia 2008a) parece representar un carácter exclusivo entre los paquicórmidos. Esta última condición no está presente entre los “verdaderos” teleósteos.



## **Pachycormiformes indeterminados**

(Figuras: 4.34-37)

**Materiales asignados a la familia Pachycormidae:** MOZ-Pv 0043, fragmento de un pez que comprende parte del esqueleto axial, parte de la aleta anal y parte de la aleta caudal. Este ejemplar presenta contenido estomacal consistente en columna vertebral articulada y radios de la aleta pectoral de un pez aspidorrínquido (Figura 4.34); MOZ-Pv 0281, fragmento de un pez que comprende aleta caudal completa y pedúnculo caudal con escamas articuladas (Figura 4.35); MOZ-PV 2608, fragmento antero-medial de un pez. Aleta dorsal completamente preservada. Esqueleto axial con costillas bien osificadas (no ilustrado).

**Procedencia geográfica:** calizas litográficas de la cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos (38° 47'40"S; 70° 10'05"O), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén.

**Procedencia estratigráfica:** Grupo Mendoza, Formación Vaca Muerta. Miembro Catutos. Titoniano medio - superior temprano, Jurásico superior.

### **4.3.4 Descripción**

Los ejemplares que aquí se describen en conjunto fueron asignados a a nivel de familia y no son paquicórmidos edéntulos. El motivo principal de esta postura es que en ningún caso se han encontrado en conexión con cráneos ni han sido puestos a prueba en el análisis filogenético.

Para la descripción de los elementos del esqueleto caudal se utilizaron tanto el ejemplar MOZ-Pv 0281 como MOZ-Pv 0043 ya que ambos presentan caracteres relevantes.

#### **4.3.4.1 Estado general de preservación**

En general los ejemplares están muy bien preservados. Al igual que en todos los miembros del orden, los centros vertebrales están ausentes. Las espinas neurales y hemales están bien osificadas y se prolongan desde el arco neural y hemal respectivamente. El ejemplar MOZ-Pv 0281 presenta la aleta caudal



bastante bien preservada, parte del lóbulo dorsal no se preservó y el lóbulo ventral está preservado en gran parte como una impresión. Asimismo el ejemplar MOZ-Pv 0281 presenta escamas articuladas y en la posición que ocupaban en vida del pez. El ejemplar MOZ-Pv 0043 presenta como característica excepcional la presencia de contenido estomacal, además es el único representante argentino en el cual se conserva parte de la aleta anal. La aleta caudal de MOZ-Pv 0043 está parcialmente preservada faltando la mayor parte del lóbulo ventral así como el extremo distal del lóbulo dorsal dorsal.

#### **4.3.4.2 Esqueleto axial**

##### **Columna vertebral-**

Al igual que en todos los miembros del orden, no hay centros vertebrales (autocentro) osificados y la notocorda es persistente durante la toda la vida del pez. Las vértebras están formadas por los arcocentros únicamente. El esqueleto axial consiste en arcos neurales asociados a espinas neurales y arcos hemales asociados a las costillas pleurales en la región anterior y a espinas hemales en el sector caudal. En MOZ-Pv 0043, se identificaron aproximadamente 70 arcos neurales, los arcocentros neurales tienen un corto proceso anterior relacionado posiblemente al paso del tubo neural. La mayor parte de los elementos del esqueleto axial que se preservaron corresponden a la sección abdominal posterior y a la zona preural del pedúnculo caudal. Las espinas neurales de la región abdominal anterior son dobles, hecho que es evidente tanto distal como proximalmente. Las espinas neurales y hemales de la región preural (a partir de la número 25 aproximadamente) así como las del pedúnculo caudal, son impares. Las espinas neurales son curvas y se inclinan fuertemente hacia el eje horizontal hacia el sector caudal. Las espinas hemales del pedúnculo caudal también están inclinadas hacia el eje horizontal, esta inclinación está mucho más marcada a partir de la espina 38-40. En la región abdominal anterior, las espinas tienen los extremos distales ahorquillados o bifurcados, condición observada también en *Asthenocormus titanius* (Lambers 1992). Sin embargo, algunas espinas permanecen unidas en un tramo de ca. 10-20mm para luego bifurcarse. Tanto las

espinas neurales y hemales como las costillas pleurales son delgadas y tienen una longitud similar a lo largo de todo el eje axial.

En el sector abdominal anterior de MOZ-Pv 0043, se observan 15 a 16 centros vertebrales completamente articulados, levemente más largos que anchos, los centros vertebrales tienen la morfología típica de reloj de arena presente en los teleósteos. Se observan además algunos radios (7) que por su morfología (espatulados), se identificaron aquí como pertenecientes a un pez aspidorrínquido. Estos elementos están en la cavidad abdominal del paucicórmido y representarían el contenido estomacal del pez en vida. También hay algunas escamas desarticuladas pero asociadas que son morfológicamente similares a las presentes en los Aspidorhynchiformes. Asimismo, el sector abdominal de MOZ-Pv 0043 se encuentra perturbado, hallándose numerosas escamas del paucicórmido desarticuladas y asociadas (Figura 4.36). No se observan supraneurales.

#### 4.3.4.3 Aletas impares

##### **Aleta anal-**

El ejemplar MOZ-Pv 0043 es el único en el cual se preservó parte de la aleta anal. La misma es falcada, esto es, de base amplia y en donde los radios anteriores de la aleta son más largos que los posteriores. La presencia de aleta anal falcada se observó entre los representantes de los géneros *Orthocormus*, *Hypsocormus* y *Pseudoasthenocormus*. En el sector anterior de la aleta anal de MOZ-Pv 0043, la parte distal de los radios no se preservó. Los radios decrecen de tamaño de adelante hacia atrás, siendo los más posteriores menos de la mitad del tamaño de los anteriores. Los radios posteriores están bifurcados distalmente. La parte anterior de la aleta anal tiene aproximadamente 35 radios bien desarrollados, ninguno de los cuales está segmentado; en la parte posterior de la aleta, donde los radios son más pequeños, se contaron aproximadamente 22 radios. No se observó fulcra basales ni fulcra marginales.

La aleta anal de *Orthocormus taylori* descrita por Lambers (1988, 1992) está representada por una parte anterior de radios más largos (33 radios aprox.) y una parte posterior con radios mucho más cortos (17 radios aprox.). *O. cornutus*

(JM SOS 3571) tiene una aleta anal falcada con mayor número de radios (aprox. 60-65 radios) que la que fue descrita por Lambers (1988) para *O. teyleri*. En ambas especies los radios están segmentados pero *O. cornutus* presenta una mayor cantidad de radios segmentados que *O. teyleri*. Ambas especies tienen los extremos más distales de los radios bifurcados en “Y”. En *O. cornutus* los radios comienzan a bifurcarse desde el segundo o tercero. La aleta anal de *Hypsocormus insignis* es también falcada; en ninguno de los ejemplares examinados se conservó completa, hecho que imposibilitó el conteo de los radios que la componen. En el ejemplar tipo de *Hypsocormus insignis* (BSP AS VI 4 a-b), el sector anterior de la aleta anal, con radios más largos y fuertes que los del sector posterior, está bastante bien preservada. Los radios son muy finos y están segmentados, los extremos distales de los radios se perdieron. En numerosos ejemplares de *H. insignis* examinados (SMNS 56650, JM SOS 3554 y MBf. 1547) no pudo contabilizarse el número total de radios que componen la aleta anal.

#### **Aleta caudal-**

Las aletas caudales de los ejemplares MOZ-Pv 0043 y MOZ-Pv 0281 están parcialmente preservadas (Figuras 4.34 – 35, 4.37). Sin embargo presentan caracteres diagnósticos de los miembros del Orden Pachycormiformes como ser: la presencia de placa hipural bien desarrollada (formada por la fusión de un número indeterminado de hipurales), así como los radios con una porción anterior sin segmentación.

Las aletas caudales son profundamente ahorquilladas, el ángulo entre ambos lóbulos es de aproximadamente 80°. Los radios forman un ángulo de aproximadamente 50° con respecto a la horizontal. Las bases de los radios principales epiaxiales y posiblemente las bases de algunos fulcros basales cubren parcialmente el borde dorsal de la placa hipural. Las bases de los radios principales ubicados entre los lóbulos dorsal y ventral cubren parcialmente la placa hipural en el sector posterior. La placa hipural es triangular, masiva y robusta. El borde anterior presenta un cuello bien marcado y un proceso anterior donde se distingue el proceso hipural dorsal y el proceso anterior, el borde posterior es convexo (Figura 4.37). Ambos lóbulos de la aleta caudal son bastante angostos; aproximadamente 30-35 radios componen el lóbulo ventral de la aleta

caudal de MOZ-Pv 0281 (Figura 4.37). Este número es menor al presente en los ejemplares europeos examinados así como a los presentes en Pachycormiformes gen. et sp. nov. B (ver más arriba). Además los radios de la aleta caudal de los Pachycormiformes indeterminados estudiados en esta tesis están segmentados, hecho que pudo comprobarse en el ejemplar MOZ-Pv 0281. Éste carácter los diferencia de Pachycormiformes gen. et sp. nov. B y de otros paquicórmidos edéntulos (con radios sin segmentar). Los “uroneurales” (9-11), son estructuras impares directamente relacionadas con las vértebras preurales, están expandidos lateralmente y todos tienen un tamaño similar. La única diferencia entre los “uroneurales” y las espinas neurales de los centros preurales más anteriores es que los “uroneurales” están expandidos lateralmente. Recientemente Arratia y Schultze (en prensa) consideran que los “uroneurales” de los paquicórmidos corresponden a las espinas neurales de los arcos preurales. La distribución y morfología de los elementos presentes en el esqueleto caudal de los ejemplares argentinos apoyan esta teoría. Contrariamente, los uroneurales de teleósteos son modificaciones pares de los arcos neurales de los centros urales (*modified paired ural neural arches*) véase: Patterson (1968). Los Pachycormiformes no tienen uroneurales verdaderos.

El esqueleto caudal de MOZ-Pv 0281 posee dos elementos que por su posición, fueron interpretados aquí como posibles “epurales”. En MOZ-Pv 0281, pudieron ser reconocidos cuatro arcocentros hemales preurales que tienen los extremos proximales cartilaginosos (Figura 4.37). No se han observado escudos dorsales ni ventrales. Los fulcros basales ventrales (=hypaxial basal fulcra) están bien desarrolladas y se ubican sobre los arcos preurales. El extremo distal de cada fulcro basal ventral o hipoaxial está curvado hacia afuera, condición similar a la observada en *Sauropsis* (véase: Arratia 2008a fig. 18). Cada fulcro basal epiaxial es angosto y largo. Cada fulcro marginal ventral (=hypaxial fringing fulcra) es muy pequeño. Las fulcras marginales (=fringing fulcra) se ubican en los extremos distales de las fulcra basales ventrales y entre estas y el primer radio procurrente segmentado distalmente (Figura 4.37). Los arcocentros dorsales y ventrales de la región preural así como sus espinas están expandidos lateralmente.

#### 4.3.4.4 Discusión

La aleta caudal de los paquicórmidos es una estructura particular y muy característica. Es inusual entre los actinopterigios debido a que ambos lóbulos son casi completamente simétricos con respecto al eje del cuerpo (excepto en algunos géneros donde es apenas asimétrica). Asimismo, la aleta caudal de estos peces, tienen numerosos radios que pueden estar segmentados o no y cuyos extremos distales se bifurcan siguiendo un patrón en “Y” característico de los miembros del orden. Otra característica de estos peces es la presencia de una placa hipural bien desarrollada.

La presencia de “uroneurales” (=uroneurales de tipo peculiar según Patterson 1973) conjuntamente con las estructuras anteriormente mencionadas han sido consideradas especializaciones de este grupo de peces (véase: Wenz 1968, Lambers 1992). La presencia de “arcos neurales urales modificados como uroneurales” (Patterson 1977) así como la presencia de siete epurales son dos de los caracteres por los cuales se incluyó a los paquicórmidos dentro de Teleostei en la base del clado (véase: Patterson 1973, 1977 y la discusión en el capítulo 5 de esta tesis). Sin embargo, ubicar a los paquicórmidos dentro de Teleostei por presentar “uroneurales” que no son homólogos de los uroneurales presentes en los teleósteos (modificaciones pares del los arcos neurales urales [Patterson 1968]) resulta interesante ya que ambas estructuras no son homólogas (véase: capítulo 5 de esta tesis).

Arratia y Lambers (1996) presentaron una detallada descripción del esqueleto caudal de *Hypsocormus* comparándolo con otras formas (*Pachycormus*, *Euthynotus* y *Protosphyraena*). Los autores discuten los caracteres utilizados por Patterson (1977) en su hipótesis filogenética testeando además las sinapomorfías establecidas para los teleósteos, todas ellas cuestionables (véase: Arratia y Lambers p. 214 - 216).

Los ejemplares argentinos, en particular MOZ-Pv 0281, recuerdan bastante a la aleta caudal de *Hypsocormus insignis* (SW P. 5698) descrita por Arratia y Lambers (1996). La morfología de la placa hipural así como la disposición y configuración de los distintos elementos que la constituyen son muy similares a los descritos por esos autores para *Hypsocormus*. Sin embargo, los ejemplares

argentinos no fueron referidos a la especie *H. insignis* ya que a diferencia de ella no presentan escudos dorsales ni ventrales. Por otro lado, el ángulo formado por ambos lóbulos de la aleta caudal de los ejemplares argentinos (aprox. 80°) así como el ángulo entre los radios y las fulcras basales respecto de la horizontal (aprox. 50°) son diferentes a los observados en *Orthocomus* (aprox. 120° - 70°), *Hypsocormus* (aprox. 100° - 40°), *Pachycormus* (aprox. 110° - 70°) y *Pachycormidae* gen. et sp. nov. B (aprox. 120° - 70°).

Un estudio más detallado y con un mayor número de ejemplares mejor preservados podría ayudar a determinar si pertenecen a algún género previamente descrito o son asignables a un nuevo género. Cabe destacar aquí que hasta el momento no se han hallado ejemplares completos, lo cual es importante para permitir un estudio en detalle tanto del esqueleto caudal como del cráneo y otras partes del cuerpo.

## 4.4. SECCIÓN B- ASPIDORHYNCHIFORMES

### 4.4.1. Antecedentes

El Orden extinto *Aspidorhynchiformes* Bleeker 1859 está compuesto por una sola familia, *Aspidorhynchidae*, cuyo biocrón abarca desde el Jurásico Medio al Cretácico Tardío (Brito 1997). Sin embargo, existe un registro del grupo en el Paleoceno Tardío de Norte América (Bryant 1987), se trata de un predentario, que fue asignado al género *Belonostomus* sp. Aunque es muy probable que se trate de un ejemplar re trabajado originalmente (Brito y Suarez 2003). Estos peces se encuentran principalmente en unidades marinas aunque han sido reportados en depósitos continentales (Brito 1997, Bogan *et al.* 2011).

La familia *Aspidorhynchidae* fue creada por Nicholson y Lydekker (1889) para agrupar a los dos géneros descritos por Agassiz: *Aspidorhynchus* Agassiz 1833 (p. 14 Tbl 46 fig. 1,2; Tbl 47 fig.1) y *Belonostomus* Agassiz 1834 (p. 140 Tbl. 47a fig. 2-5). Estos habían sido reunidos por Agassiz bajo la denominación de “*ganoïdes*” y posteriormente, Thiollière (1854, 1858) las consideró como Teleostei. Más tarde, Woodward (1895) las agrupó, conjuntamente con los lepisosteidos, en el Suborden Aethospondyli. Más tarde, Santos (1990) creó una nueva familia, *Vinctiferidae* que agrupaba a los miembros del género *Vinctifer* Jordan pero la diagnosis que propuso no era muy clara constituyendo una mezcla de caracteres de la familia *Aspidorhynchidae* y del género *Vinctifer*. Consecuentemente la nueva familia no fue reconocida posteriormente (véase: Brito 1997).

El grupo tenía distribución global (=cosmopolita) encontrándose representados en Europa, América del Norte, América del Sur, África, Asia, Australia y Antártida (por ejemplo: Assman 1906, Saint-Seine 1949, Santos 1945, 1985, Brito 1988, 1992, 1997, Richter y Thomson 1989, Maisy 1991, 1992, Taverne 1998, Arratia *et al.* 2004, Bartholomai 2004, Nudds *et al.* 2005, Brito y Ebert 2009, Friedman 2012b entre otros).

La monofilia del grupo está ampliamente aceptada y se reconocen, hasta el momento, cuatro géneros nominales, *Aspidorhynchus* Agassiz, *Belonostomus* Agassiz, *Vinctifer* Jordan y *Richmondichthys* Bartholomai (Figura 4.38).

Gran parte de la información acerca de este grupo de peces proviene de material fragmentario e incompleto. Los especímenes más completos corresponden al género *Vinctifer* del Cretácico superior de Brasil (Maisey 1991, Brito 1988, 1997). Sin embargo, recientemente Arratia (2008a), Brito y Ebert (2009), Gouiric-Cavalli y Cione (en prensa), figuraron y describieron ejemplares muy bien preservados provenientes del Jurásico de Alemania.

Los Aspidorhynchiformes son fácilmente reconocidos en el registro fósil por presentar la siguiente combinación de caracteres: rostro alargado (excepto en *Richmondichthys*), predentario de longitud variable pero generalmente más corto que el rostro, escamas rectangulares y altas en los flancos del cuerpo, presencia de aletas dorsal y anal muy retrasadas y preopérculo triangular con el canal sensorial principal ubicado en el margen posterior (Figura 4.39).

Los Aspidorhynchiformes fueron asignados a diferentes grupos, por ejemplo: holósteos ganoideos (Danil'chenko 1964), Holostei (Berg 1940, Bardack 1968, Gardiner 1960, Lehman 1966), Palaeoniscidae (Selezneva 1985) Halecostomi (Saint-Seine 1949, Arambourg y Bertin 1958, Santos 1985) o bien listados sin incluir un rango taxonómico superior (p. ej., Lehman 1966). Patterson (1973) los incluyó dentro de Teleostei, interpretación que fue seguida por varios autores (por ejemplo: Patterson 1977, Patterson y Rosen 1977, Mainwaring 1978, Richter y Thomson 1989, Maisey 1991, Brito, 1992, 1995, 1997, de Pinna 1996, Bartholomai 2004, Brito y Ebert 2009, véase además el Capítulo 5 de esta tesis). Arratia (2001) sugirió que podrían, conjuntamente con otras formas (por ejemplo paquicórmidos) formar parte de un grupo más inclusivo, los Teleosteomorpha.

Patterson (1973), caracterizó a los miembros hasta ese momento reconocidos (*Aspidorhynchus* y *Belonostomus*) de la siguiente manera: ausencia de centros urales desarrollados; presencia de arcos neurales pares que se alargan para formar uroneurales rudimentarios (los cuales no se extienden anteriormente por sobre las vértebras preurales) y presencia de centros preurales de origen mesodérmico (=cordal). Todos caracteres supuestamente compartidos con los miembros de la familia Pholidophoridae *sensu stricto* (Patterson 1973 p. 272). Si bien Patterson (1973, 1977) consideró a los aspidorrínquidos como un grupo cercanamente relacionado con los folidofóridos



e incluidos dentro de Teleostei. En 1977, Patterson propuso una hipótesis filogenética en la cual los Aspidorhynchiformes, Pachycormiformes y Pholidophoridae (tradicionalmente considerados holósteos en clasificaciones previas) formaban parte de Teleostei, en una posición basal. De acuerdo a este estudio los teleósteos constituirían un grupo monofilético soportado por cinco sinapomorfías: 1-Arcos neurales urales modificados como uroneurales; 2-premaxilar pequeño y móvil; 3- foramen de la carótida interna encerrado en el paraesfenoides; 4- propterigio de la aleta pectoral fusionado con el primer radio lepidotrico y 5- siete epurales. Sin embargo todos estos caracteres han sido puestos en duda en numerosas oportunidades y bajo la luz de nueva evidencia, han resultado no ser caracteres derivados únicos (véase por ejemplo Maisey 1991, Arratia y Lambers 1996, Brito 1997, Arratia 1999, 2001). Por otro lado, al menos entre los aspidorrínquidos y paquicórmidos examinados en esta tesis, no se han observado uroneurales verdaderos (=modificaciones pares de los arcos neurales de las vértebras urales), sino que los elementos encontrados son estructuras impares y que derivan de vértebras preurales a los cuales se los ha denominado “uroneurales”, los centros vertebrales están formados por arcocentro y cordacento, sin formación de autocentro, el propterigio no está fusionado al primer radio de la aleta pectoral (véase: Capítulo 5).

Brito (1997 p. 756) propone una hipótesis filogenética en la cual los Aspidorhynchiformes aparecen como Teleostei. Los Pachycormiformes ocupan distintas posiciones (véase: Brito 1997 p. 751 fig. 56). Brito (1997), al agrupar los aspidorrínquidos dentro de Teleostei, discutió las sinapomorfías planteadas por Patterson (1977), de este modo considera que los aspidorrínquidos presentan uroneurales homólogos de los uroneurales de teleósteos pero concuerda con Arratia y Lambers (1996) en que las estructuras presentes en los paquicórmidos no serían homólogas a los uroneurales de teleósteos. En cuanto a la presencia de premaxilar móvil menciona que en los aspidorrínquidos el premaxilar es una estructura inmóvil. Por otro lado, la carótida interna se ubica en una muesca en el borde del paraesfenoides y no está incluida en el paraesfenoides como fuera mencionado por Patterson (1977). La posición de la carótida interna en los Pachycormiformes se desconoce. El propterigio de los Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes es libre y por último, los Aspidorhynchiformes tendrían más de

siete epurales. En esta tesis la posición de los Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes dentro del Teleostei es cuestionada (véase: Capítulo 5).

En Argentina, los Aspidorhynchiformes están representados casi exclusivamente en depósitos marinos jurásicos de varias localidades de la Formación Vaca Muerta (p. ej. Cione en Leanza y Zeiss 1990, Gouiric-Cavalli y Cione 2011), Picún Leufú (Gouiric-Cavalli y Cione en prensa). Han sido reportados también en depósitos continentales cretácicos de la Formación Coli-Toro (Casamiquela 1992) y Formación Allen (Bogan *et al.* 2011).

Muchos fueron los investigadores que trabajaron con este grupo interesante de peces. No obstante, las contribuciones más relevantes, en las que se analizó en detalle la osteología y las diferencias morfológicas entre los géneros, como así también las relaciones filogenéticas de los miembros de la familia y del grupo en un contexto filogenético mayor, fueron hechas por: Maisey (1991) y Brito (1988, 1992, 1995, 1997 entre otros). Maisey (1991) presentó el primer cladograma basado en caracteres de diferentes géneros de aspidorrínquidos. En el cladograma presentado por Maisey (1991) *Belonostomus* aparece como grupo hermano de *Vinctifer*, esta hipótesis concuerda con la hipótesis de Arratia (1999).

La conclusión de los trabajos de Maisey (1991) y Brito (1997, entre otros) fue por un lado la indiscutible monofilia de los Aspidorhynchiformes y por otro su inclusión dentro del clado Teleostei como un grupo basal. Sin embargo la hipótesis filogenética de Arratia (1999) ubica a Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes como no teleósteos y ambos grupos tienen una posición no resuelta entre los Neopterigios. Arratia (2001) los propuso como posibles candidatos de Teleosteorhynchoidea como *stem-group* de Teleostei (véase además Capítulo 5 de esta tesis).

Bruto (1992, 1997, entre otros) listó las sinapomorfías no ambiguas de la familia, estudió en detalle a sus representantes e hizo una revisión detallada del género *Vinctifer*, que había sido estudiado previamente por Maisey (1991). Diagnosticó el género por medio de dos autapomorfías (paraesfenoides edéntulo y ausencia de supramaxilar), sin embargo, véase el Capítulo 5 de esta tesis. Brito (1997), analizó las relaciones filogenéticas de los géneros hasta ese momento reconocidos (*Aspidorhynchus*, *Belonostomus* y *Vinctifer*). Su hipótesis filogenética, a diferencia de lo observado en hipótesis previas (por ejemplo: Maisey 1991,

Arratia 1999), mostraba a *Belonostomus* y *Vinctifer* como un grupo monofilético caracterizado por la presencia de dos sinapomorfías (hipurales 1 y 2 asociados a un centro ural único en los individuos adultos y fusión y/u obliteración de las suturas del neurocráneo en los individuos adultos). Sin embargo, existen hipótesis alternativas (Arratia y Lambers 1996, Arratia 1999, 2001, 2004 y Capítulo 5 de esta tesis).

Este grupo, conjuntamente con los Pachycormiformes, fue y es actualmente objeto de estudio ya que resulta interesante e importante determinar su posición filogenética. Vinculándose ya sea con los holósteos, perteneciendo al gran grupo de los teleosteomorfos, como integrantes de Teleostei pero de posición basal en el cladograma, o bien como un grupo de Neopterigios sin posición resuelta en la filogenia actual (véase: Capítulo 5 de esta Tesis).

#### 4.4.2. Géneros atribuidos al Orden

Actualmente el Orden Aspidorhynchiformes está compuesto por cuatro géneros a saber: *Aspidorhynchus* Agassiz, *Belonostomus* Agassiz, *Vinctifer* Jordan, *Richmondichthys* Bartholomai.

OSTEICHTHYES Huxley, 1880

ACTINOPTERYGII Cope, 1887

NEOPTERYGII Regan, 1923

ASPIDORHYNCHIFORMES Bleeker, 1859

Aspidorhynchidae Nicholson y Lydekker, 1889

Rhynchodontidae Heineke, 1906: 185

Vinctiferidae Santos, 1990: 252

**Diagnosis de la familia (de Brito 1997)- véase además el capítulo 5- “Definición de los Aspidorhynchidae”:** los miembros de la familia se distinguen por la presencia de cuatro sinapomorfías no ambiguas: premaxilar en forma de tubo rostral alargado, dentado y que se encastra en la zona etmoidea del neurocráneo; hueso accesorio en la mandíbula inferior, el predentario; proceso

occipital del neurocráneo formado por el intercalar y el autopterótico; canal preopercular de posición posterior. Además, Brito (1997) los caracterizó por la siguiente combinación de caracteres: ausencia de interopérculo (sin embargo véase más adelante Capítulo 5); supramaxilar a veces presente; preopérculo de forma triangular; posición retrasada de las aletas dorsal y anal; aleta caudal de pequeño tamaño; presencia de al menos 4 hipurales, los dos primeros infradiastémicos; tres pares de uroneurales (sin embargo ver más adelante Capítulo 5); tres hileras de escamas hipertrofiadas (más altas que anchas) en los laterales del cuerpo; huesos del cráneo recubiertos de ganoina; ganoina a veces presente en las escamas.

*Belonostomus* Agassiz, 1834

*Aspidorhynchus* Agassiz, 1833

*Belonostomus* Agassiz, 1834

*Ophirachis* Costa, 1856: 13

*Hemirhynchus* Kner, 1867: 182

*Diphyodus* Lambe, 1902: 30

**Especie tipo:** *Aspidorhynchus tenuirostris* Agassiz 1833 (Figura. 4.40).

**Especies incluidas:** *Belonostomus tenuirostris* (especie tipo) Agassiz; *B. muensteri* Agassiz; *B. cinctus* Agassiz; *B. crassirostris* Costa; *B. dorsetensis* Woodward; *B. longirostris* Lambe; *B. hooley* Woodward; *B. helongandicus* Taverne y Ross; *Belonostomus* sp. 1 Brito; *Belonostomus* sp. 2 Brito; *Belonostomus* sp. 3 Brito; *Belonostomus* sp. A esta tesis, *Belonostomus* sp. B esta tesis.

**Diagnosis del género (modificada de Brito 1997):** Aspidorhynchiformes caracterizados por presentar un rostro muy pronunciado, de la misma longitud o casi tan largo como la mandíbula inferior, y que se adelgaza notablemente hacia el sector anterior; premaxilar con dientes cónicos agudos que en algunos representantes de la familia se curvan hacia atrás; predentario de igual tamaño que el premaxilar o ligeramente más corto; presencia de supramaxilar; maxilar delgado, recto en casi toda su longitud a excepción de los extremos donde se curva hacia abajo y con una expansión laminar sobre el borde dorsal; huesos del neurocráneo fusionados; escamas de la línea lateral más altas que las inmediatamente superiores e inferiores; presencia de ganoina en las escamas.

***Belonostomus nov. sp. A***

(Figuras: 4.41, 4.42, 4.44-45, 4.48-49, 4.51A, 4.54, 4.55B)

**Holotipo de *Belonostomus nov. sp. A*:** MOZ-Pv 1747, ejemplar en 3 dimensiones parcialmente preservado en una concreción aspidorrínquido. Se pueden distinguir el cráneo completamente articulado, la aleta pectoral izquierda casi completa y el extremo anterior del cuerpo el cual está cubierto por escamas. Las escamas laterales se encuentran articuladas y en la posición que ocupaban en vida. Las escamas de la región dorsal y ventral están parcialmente articuladas y en algunos casos, desplazadas de su posición original. En la región ventro-posterior del ejemplar se preservaron 3-4 centros vertebrales más pequeños de otro pez, posiblemente un teleósteo, que representan contenido estomacal (Figura 4.41).

**Procedencia geográfica:** Cerro Lotena (39° 11'S; 69° 40'O), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén.

**Procedencia estratigráfica:** Grupo Mendoza, Formación Vaca Muerta. Titoniano inferior, Jurásico Superior.

**Diagnosis de la especie** (basado en una combinación única de caracteres): gran tamaño; rostro muy pronunciado; longitud del rostro igual o levemente más corta que la mandíbula inferior; rostro que se adelgaza notablemente hacia el sector anterior; premaxilar elongado compuesto por dos partes, una interna lisa y una externa ornamentada con tubérculos y estrías; grandes dientes en el premaxilar los cuales se distribuyen en toda su longitud y son más grandes hacia el sector caudal; maxilar delgado y laminar; lámina o expansión dorsal del maxilar amplia más menos semicircular a ovalada y bien desarrollada [\*], maxilar con dientes pequeños (cortos, anchos y desprovistos de ornamentación) que se distribuyen uniformemente y se curvan débilmente hacia adelante; dientes del maxilar que disminuyen de tamaño de adelante hacia atrás; maxilar curvado hacia abajo en el sector posterior; predentario muy desarrollado cuya longitud es igual o levemente menor que la del premaxilar; sutura entre predentario y dentario en forma de "v"; predentario con dientes cónicos dispuestos en dos hileras externas y una hilera medial [\*]; dientes de la hilera medial con una cúspide accesoria [\*]; dentario con dos hileras de dientes, la externa con dientes pequeños que

aumentan de tamaño caudalmente, la interna con grandes dientes cónicos; infraorbital ventro-posterior muy alargado; gran dermoesfenótico de forma triangular ubicado en el margen postero-dorsal de la órbita; escamas con estructura *peg and socket* bien desarrollada; canal sensorial infraorbitario simple [\*]; ausencia de canal sensorial accesorio en el preopérculo [\*]; canal sensorial preopercular simple; interopérculo ausente; flancos del cuerpo con tres hileras de escamas; escamas de los flancos lisas u ornamentadas con delgadas costillas paralelas y siempre presentando una costilla media longitudinal bien desarrollada que las divide en dos mitades (la anterior un poco más desarrollada que la posterior) [\*]; escamas dorsales y ventrales más pequeñas dispuestas en 4-5 hileras ventrales y 2-3 hileras dorsales, tanto las escamas dorsales como las ventrales ornamentadas con numerosas estrías; escamas y huesos dérmicos cubiertos por ganoína; centros vertebrales sin ornamentación. (Caracteres identificados con [\*], son únicos).

#### 4.5.1. Estado general de preservación

El ejemplar está preservado en una concreción en la cual sólo se conservó la parte anterior del cuerpo (cráneo y parte anterior del esqueleto postcraneal). El cráneo está completo e incluso en tres dimensiones, pero está parcialmente deformado, comprimido lateralmente y presenta los huesos de la región postorbitaria desplazados de su posición original. Estos rasgos preservacionales son atribuidos a procesos tafonómicos. Las escamas del sector lateral están articuladas y en la posición original que ocupaban en vida; las escamas del sector dorsal y ventral están en su mayoría articuladas, aunque algunas se encuentran desplazadas de la posición original.

##### 4.5.1.2 Descripción

**Características generales:** se trata de un ejemplar de gran tamaño y muy robusto en comparación con otros representantes del género. Podría haber alcanzado fácilmente los 300 - 400 mm de longitud estándar (calculada por comparación de las longitudes del cráneo de otros aspidorrínquidos estudiados). La longitud del cráneo de *Belonostomus* nov. sp. A es de ca. 132 mm. Las escamas

de los flancos están dispuestas en tres hileras y son rectangulares, más altas que anchas. Las escamas dorsales y ventrales están parcialmente articuladas. En el sector posterior del fósil se observan algunos centros vertebrales articulados que no pertenecen al individuo objeto de estudio sino que son de otro pez, posiblemente un teleósteo y que evidentemente representan contenido estomacal. La aleta pectoral posee pocos radios parcialmente preservados (faltando el sector distal), los radios son espatuliformes, con el extremo proximal angosto y ensanchados distalmente. La parte preservada de los radios no exhibe ramificación ni bifurcación. La columna vertebral se dispone en el tercio superior del cuerpo entre la línea de unión de la hilera superior y media de escamas de los flancos.

*Medidas tomadas en el material estudiado*

Con el objeto de comparar el ejemplar argentino se tomaron las siguientes medidas (basadas en Brito 1997 p. 690):

- Largo total del cráneo medido desde el extremo anterior del rostro hasta el extremo posterior del opérculo: *ca.* 132 mm.
- Largo del cráneo medido desde el extremo anterior del prementario hasta el extremo posterior del opérculo: *ca.* 129 mm.
- Altura del cráneo a nivel del opérculo: *ca.* 43 mm.
- Diámetro de la órbita: *ca.* 10 mm.

*Medidas accesorias tomadas en el presente trabajo:*

- Distancia medida desde el extremo anterior del premaxilar hasta el comienzo de la aleta pectoral: *ca.* 129 mm.
- Distancia medida desde el extremo anterior del prementario hasta el comienzo de la aleta pectoral: *ca.* 126 mm.

**Cráneo-**

*Complejo fronto-parieto-dermopterótico [F+P+Dpt]* (Figura 4.42 y 4.45): al igual que en todos los Aspidorhynchiformes, el complejo fronto-parieto-dermopterótico de *Belonostomus* nov. sp. A conforma la mayor parte del techo del cráneo. En *Vinctifer*, el ancho de este complejo óseo es relativamente constante a lo largo de toda su longitud, sólo se ensancha levemente en el sector donde se desarrolla la apófisis orbitaria. Los huesos son netamente asimétricos y la sutura

se encuentra desplazada ya sea hacia la derecha o hacia la izquierda de la línea medio dorsal del cráneo. En *Richmondichthys sweeti* el complejo óseo está formado únicamente por el frontal y el parietal mientras que el dermopterótico se fusiona a los extraescapulares (Figura 4.43B).

En *Belonostomus* nov. sp A, las suturas entre los distintos huesos que conforman el complejo óseo son difíciles de reconocer, incluso y por motivos netamente preservacionales, es difícil reconocer la sutura media que divide ambos fronto-parieto-dermopteróticos. La ornamentación que presenta esta región del cráneo consta, al igual que en todos los aspidorrínquidos, de costillas y tubérculos de ganoína (Figura 4.45).

*Extraescapular [Exc]* (Figura 4.45): los Aspidorhynchiformes presentan un par de extraescapulares que se unen en la línea medio dorsal. Los extraescapulares están atravesados por la porción postorbitaria del canal infraorbitario y la porción cefálica de la línea lateral principal. *Aspidorhynchus acutirostris* puede presentar la misma configuración que *V. comptoni* aunque algunos ejemplares poseen además de los extraescapulares un par de postemporales (véase: Brito 1997 p. 718 Figura 4.43A).

En *Belonostomus* nov. sp A los extraescapulares son más o menos triangulares y se separan del complejo fronto-parieto-dermopterótico por la comisura extraescapular. Ambos extraescapulares se unen en la línea media y son un poco más anchos que los presentes en distintas especies del género *Belonostomus* y comparables a los presentes en algunos ejemplares del género *Vinctifer* (ver: Brito 1997 fig. 9 C). Sin embargo, como fuera señalado por Brito (1997), el desarrollo de los extraescapulares puede variar entre individuos del mismo género.

*Posttemporal [Post]* (Figura 4.45): son pares y en los aspidorrínquidos no están en estrecha relación con la cintura pectoral. En *V. comptoni* cada posttemporal es una gran placa más o menos rectangular muy asimétrica y más larga que el extraescapular que se encuentra por delante (Figura 4.43A). Ambos postemporales pueden unirse en la línea media (Brito 1997 p. 693) o bien estar solapados. Los postemporales de *A. acutirostris* fueron denominados “*occipitalia*



*superiora*” por Assman (1906). Posteriormente Brito (1997) los homologó con los postemporales.

*Richmondichthys sweeti* tiene postemporales muy ornamentados, con fuertes costillas de ganoina que radian desde el sector central del hueso (Bartholomai 2004). En *Belonostomus* nov. sp. A, cada postemporal, se ubica inmediatamente por detrás de los extraescapulares. Son más o menos rectangulares aunque sus dimensiones no se pueden precisar por motivos preservacionales. Morfológicamente son similares a los postemporales de *Vinctifer* (véase: Brito 1997 fig. 9). En *Belonostomus*, el extremo distal del postemporal es afilado. La morfología del sector posterior del postemporal no puede ser descrita en *Belonostomus* nov. sp. A debido a que no se preservó. El borde lateral de cada postemporal aloja la rama cefálica de la línea lateral.

### **Mandíbula superior-**

*Maxilar [Mx]* (Figura 4.42): el maxilar de los aspidorrínquidos es un hueso delgado, laminar y que está comprimido lateralmente. Posee una lámina o expansión dorsal que varía en su desarrollo y morfología entre los distintos géneros (véase por ejemplo: *Aspidorhynchus acutirostris* [Brito 1997 p. 719 f. 31 y 32], *A. sanzenbacheri* [Brito y Ebert 2009 p. 398 fig. 4], *B. tenuirostris* [Brito 1997 p. 731 f. 43]).

El maxilar *Belonostomus* nov. sp. A es laminar, delgado y está lateralmente comprimido. La expansión dorsal está bien desarrollada y es más amplia que la presente en otros miembros de la familia. Por lo que he podido observar en distintos Aspidorhynchiformes examinados en esta tesis, la expansión dorsal de *Belonostomus* nov. sp. A se encuentra ubicada en el sector medio del maxilar (vs. sector anterior en *A. sanzenbacheri*, ausencia de expansión dorsal en *Vinctifer comptoni* y *Richmondichthys sweeti*). La expansión dorsal del maxilar de *Belonostomus* nov. sp. A es similar en cuanto a posición a la presente en otras especies del género pero la amplitud es mayor y morfológicamente son un tanto diferentes.

Por otro lado, el maxilar de *Belonostomus* nov. sp. A se diferencia claramente del maxilar presente en *Vinctifer comptoni* el cual es mucho más robusto y está caracterizado por presentar una parte anterior delgada y una gran

placa posterior masiva dirigida hacia atrás y abajo. Dicha placa cubre gran parte de la mandíbula inferior.

Al igual que en *Aspidorhynchus* y *Belonostomus*, el maxilar de *Belonostomus* nov. sp. A posee una hilera de pequeños dientes cónicos levemente curvados hacia delante y sin ornamentación aparente, los cuales se distribuyen uniformemente a lo largo de toda la longitud del hueso. Al igual que en *B. tenuirostris* (Brito 1997 p. 731), el maxilar del ejemplar aquí descrito tiene la misma longitud que el dentario. Contrariamente, *A. acutirostris* presenta un maxilar más corto que el dentario (Brito 1997 p. 719). Por otro lado, el maxilar de *Belonostomus* nov. sp. A se extiende hasta el sector medio de la órbita y en el sector posterior se inclina levemente hacia abajo recubriendo una pequeña parte de la mandíbula inferior.

*Supramaxilar [Smx]*: en *Belonostomus* nov. sp. A no pudo ser identificado. Esto puede ser debido a que los huesos en ese sector están pobremente preservados, aunque no se descarta la ausencia de supramaxilar.

El supramaxilar está presente en *Aspidorhynchus* y *Belonostomus* pero ausente en *Vinctifer* y *Richmondichthys*, hecho que en estos últimos se debería al gran desarrollo de la porción posterior del maxilar. Santos (1945) reportó la presencia de supramaxilar en *Vinctifer* pero trabajos posteriores (por ejemplo: Brito 1988, 1997, Maisey 1991) demostraron que el hueso no se encuentra presente. De hecho, Brito (1997) considera que la ausencia de supramaxilar es una de las autapomorfías del género *Vinctifer* y fue uno de los argumentos para agrupar el ejemplar australiano (*Richmondichthys*) con *Vinctifer*. Sin embargo, Bartholomai (2004) encontró una serie de características que permitieron la diferenciación de estos dos géneros. *Aspidorhynchus* y *Belonostomus* tienen un supramaxilar ovalado, cuyo tamaño es de aproximadamente un cuarto de la longitud total del maxilar. El supramaxilar se ubica postero-dorsalmente al maxilar, condición que pudo ser comprobada en *A. sanzenbacheri* (JM ETT 2A) y en numerosos ejemplares aún no descriptos formalmente que son designados aquí como cf. *Belonostomus* sp. provenientes de las calizas litográficas de Ettling, Alemania.

Como fuera mencionado por Brito (1997 p. 719), el supramaxilar presente en los Aspidorhynchiformes no se encuentra en la misma posición que en otros actinopterigios, no se encuentra dorsalmente al maxilar sino postero-dorsalmente a éste. Con este argumento, Brito (1997) considera que el supramaxilar de los Aspidorhynchiformes sería homólogo al supramaxilar presente en *Amia* y los teleósteos. Sin embargo, Arratia (1999 p. 290) duda respecto de la homología del supramaxilar de los aspidorrínquidos con el supramaxilar de los teleósteos debido precisamente a la posición (postero-dorsal) de este respecto del maxilar, cabe recordar aquí que los teleósteos tienen el supramaxilar ubicado dorsalmente no postero-dorsalmente al maxilar (véase: Capítulo 5). Asimismo, los Pachycormiformes tampoco poseen un supramaxilar de posición dorsal al maxilar (como en teleósteos) sino pero sí ubicado postero-dorsalmente al maxilar (como en Aspidorhynchiformes). Incluso algunas especies carecen de supramaxilar (*Orthocormus* sp. (Arratia y Schultze [en prensa]) y Pachycormiformes nov. gen. et sp. A).

Por otro lado, y contrariamente a lo observado en los Aspidorhynchiformes, en los amiformes el supramaxilar se encuentra emplazado en el borde dorsal del maxilar el cual está excavado para alojarlo. En el caso particular de *Amia calva* Linnaeus, la muesca excavada en el maxilar es profunda; además, el supramaxilar está ornamentado con costillas longitudinales (Grande y Bemis 1998 p. 84). En otros ámidos como *Calamopleurus cylindricus* Agassiz el supramaxilar es alargado y delgado, adelgazándose hacia el sector anterior y la muesca característica presente en el sector posterior está débilmente desarrollada (Grande y Bemis 1998).

**Mandíbula inferior-** la mandíbula inferior de los Aspidorhynchiformes está caracterizada por la presencia de predentario, dentario, angular, surangular, articular y retroarticular. El proceso coronoideo que es relativamente elevado y está formado por el dentario + prearticular + surangular.

*Predentario [Pdt]:* el predentario es un hueso impar que representa el extremo más anterior de la mandíbula inferior. Su presencia ha sido reportada también en algunos teleósteos actuales: Xiphiidae, Tetrapturidae (véase: Firestone y Applegate 1968) y fósiles: Ichthyodectiformes (*Saurodon* Hays y

*Prosaurodon* Stewart) (véase: Stewart 1999, Bardack y Sprinkle 1969). La presencia de predentario en estas formas no está implicando necesariamente homología entre ambas estructuras.

En los *Aspidorhynchiformes* el predentario puede ser extremadamente corto (*Richmondichthys*), corto (*Aspidorhynchus* y *Vinctifer*) o largo (*Belonostomus* y *Belonostomus* nov. sp. A). La sutura entre predentario y dentario varía entre los distintos género, pudiendo ser vertical en *Aspidorhynchus*, *Vinctifer* y *Richmondichthys*, diagonal o en forma de “v” (con el ápice apuntando hacia adelante) en *Belonostomus* y *Belonostomus* nov. sp. A. Con la excepción de *Richmondichthys*, todos los miembros presentan dientes en el predentario. Los dientes pueden estar uniformemente distribuidos en una hilera simple y ser pequeños (*Vinctifer* y *Aspidorhynchus*) o bien estar dispuestos en una hilera central o medial de grandes dientes a los lados de la cual se disponen dientes laterales más pequeños (*Belonostomus*).

El predentario de *Belonostomus* nov. sp. A (Figura 4.44), al igual que el predentario de *Belonostomus*, es un hueso largo y delgado (aproximadamente 8 veces más largo que alto). En corte transversal, tiene forma de “V”. Es impar y representa el extremo más anterior de la mandíbula inferior. En *Belonostomus* nov. sp. A, el extremo anterior del predentario está roto; es por esto que no se puede establecer con exactitud si el hueso tiene la misma longitud que el premaxilar, es levemente más corto o bien más largo que la mandíbula superior. Porta dientes en toda su longitud los cuales se disponen como sigue: dos hileras externas de pequeños dientes cónicos sin ornamentación aparente (la hilera más externa con dientes más pequeños que la más interna y sólo visible en el sector posterior del predentario) y una hilera medial de dientes, mucho más grandes que los externos, también cónicos pero con una cúspide accesoria posterior. Una cúspide accesoria en la hilera medial de dientes del predentario fue observada también en ejemplares alemanes designados en esta tesis como cf. *Belonostomus* y está ausente en el resto de los ejemplares examinados. Asimismo, *Belonostomus* nov. sp. A tiene los dientes de la hilera medial ornamentados con estrías longitudinales.

Según Brito (1997), la presencia de una hilera medial de dientes es característica del género *Belonostomus*. La sutura entre predentario y dentario

tiene forma de “v” con el ápice dirigido hacia delante. Este carácter ha sido señalado por Brito (1997) como típico de los representantes jurásicos del género. Con lo cual la presencia de una hilera medial de dientes así como la sutura en “v” entre predentario y dentario son caracteres compartidos por ambos géneros jurásicos.

*Dentario [D]*: en los *Aspidorhynchiformes* el dentario forma la mayor parte de la mandíbula inferior. Ventralmente está atravesado por el canal sensorial mandibular. En *Vinctifer* y *Richmondichthys* la parte posterior del dentario está mayormente cubierta por el maxilar.

Los dientes pueden estar presentes (*Vinctifer*, *Aspidorhynchus* y *Belonostomus*) o ausentes (*Richmondichthys*). En el caso en que estén presentes son siempre cónicos y están uniformemente distribuidos. El desarrollo de los dientes es mucho mayor en *Belonostomus* que en los otros géneros. El proceso coronoideo puede ser conspicuo (*Aspidorhynchus* y *Belonostomus*) o estar pobremente desarrollado en *Vinctifer comptoni* (Brito 1997).

En *Belonostomus* nov. sp. A, el dentario está mayormente preservado como un molde. Es un hueso robusto, bien desarrollado que, al igual que en todos los miembros de la familia, ocupa la mayor parte de la mandíbula inferior. Presenta el extremo posterior roto. Como fuera mencionado más arriba, la sutura entre dentario y predentario tiene forma de “v”, con lo cual el dentario “encaja” en el predentario, lo que implica que ambas ramas del dentario confluyen anteriormente en una porción aguda que es la que “encastrará” o encajará en la cavidad formada por el predentario. El canal sensorial mandibular se ubica, al igual que en todos los representantes de la familia, en la base del dentario (Figura 4.44).

Los dientes se disponen en dos hileras, la externa con dientes pequeños sin ornamentación evidente y la interna con dientes más grandes y estriados. Hacia el sector posterior del dentario la hilera externa de pequeños dientes deja paso a dientes un poco más grandes de base más amplia, ornamentados con finas estrías longitudinales, en este sector no es posible divisar la hilera interna de dientes.

Los ejemplares alemanes designados aquí como cf. *Belonostomus* sp. presentan una sola hila de dientes ornamentados con estrías longitudinales, y dispuestos sobre toda la longitud del dentario (Figura 4.46). Todos los dientes tienen más o menos el mismo tamaño de manera que la forma y disposición de las hileras de dientes en el dentario de *Belonostomus* nov. sp. A no fue observada en ningún otro miembro de la familia con lo cual podría representar un carácter exclusivo de éste.

A partir del examen de los ejemplares asignados a la especie *Aspidorhynchus sanzenbacheri* fue posible describir características únicas para la especie que no fueron descritas anteriormente. El dentario de *A. sanzenbacheri* exhibe una distribución particular de los dientes, hay una hilera externa y al menos una hilera interna de dientes. Los dientes de la (o las) hilera interna son más pequeños que los de la hilera externa. Los dientes de la hilera externa aumentan de tamaño caudalmente. Los dientes de la hilera externa están curvados hacia atrás en el sector posterior del dentario. En el tercio anterior se disponen uniformemente espaciados y distribuidos pero luego se agrupan de a tres, luego de a dos y finalmente de a uno. Los dos dientes de la hilera externa alternan con un diente de mayor tamaño de la hilera lingual o interna (Figura 4.50). Esta disposición no ha sido observada en otros representantes de la familia. Asimismo, el extremo anterior del dentario de *A. sanzenbacheri* presenta una placa coronoidea con un gran diente cónico y numerosos dientes más pequeños (véase: figura 4.50).

*Angular [ang]*: al igual que en todos los miembros de la familia (excepto en *Richmondichthys*), el angular presente en *Belonostomus* nov. sp. A es pequeño. *Vinctifer* y *Richmondichthys* presentan el angular mayormente cubierto por la parte posterior del maxilar (Brito 1997 y Bartholomai 2004). En el ejemplar aquí descrito el angular se preservó mayormente como impresión, haciéndose evidente por una muesca en el sector latero-posterior del dentario (Figura 4.44). El angular tiene forma más o menos triangular, es un hueso delgado, laminar, que se proyecta anteriormente. Debido al estado de preservación, no fue posible reconocer el canal sensorial mandibular.

*Retroarticular* [**rart**]: en los aspidorrínquidos, el retroarticular conjuntamente con el angular forman un corto proceso que se ubica en el margen postero-ventral de la mandíbula inferior (Figura 4.46).

Tanto en *Vinctifer comptoni* (Agassiz) como en *Richmondichthys sweeti* (Etheridge y Woodward), el retroarticular es perfectamente diferenciable. En el caso particular de *R. sweeti* se encuentra formando la faceta de articulación para el cuadrado (Bartholomai 2004). Por otro lado, en *Aspidorhynchus acutirostris* (Blainville) y *Belonostomus tenuirostris* (Agassiz), el retroarticular es indiferenciable y posiblemente se encuentra fusionado al articular (Brito 1997 p. 719). En *A. sanzenbacheri* Brito y Ebert, 2009, el hueso más posterior de la mandíbula inferior es el angular y no se ha observado ni descrito articular y/o retroarticular (Brito y Ebert 2009, obs. pers). En los ejemplares alemanes, designados aquí como cf. *Belonostomus* sp., que fueron examinados en esta tesis, el retroarticular está formando un proceso corto que se ubica el extremo más posterior de la mandíbula inferior (Figura 4.46).

En *Belonostomus* nov. sp. A el sector posterior del dentario no se preservó de modo que cualquier información sobre el retroarticular es imposible de establecer (véase: Figura 4.42).

**Rostro:** el rostro es una característica distintiva de los Aspidorhynchiformes y tiene distinto desarrollo en los distintos géneros (Figura 4.47). Relativo a los huesos que componen el rostro se han propuesto varias hipótesis:

- Santos (1945) menciona que está formado por un solo hueso, el rostral.
- Taverne (1981) y Maisey (1991) sugieren que estaría formado por el rostrodermetmoides.
- Brito (1992, 1997) menciona que está formado mayormente formado por los premaxilares, aunque participan también el rostral (impar) y en mayor o menor medida los nasales.

De hecho, Brito (1997) establece como sinapomorfía del grupo la presencia de premaxilares formando un tubo rostral alargado. Las narinas se sitúan en la base del rostro justo por delante de la órbita (véase: Figuras 4.42,



4.44, 4.46). La ornamentación del rostro varía entre individuos de un mismo género, en general, los premaxilares están finamente ornamentados con delgadas estrías.

De acuerdo mis observaciones, los materiales asignados a *Belonostomus* nov. sp A, tendrían el rostro conformado en mayor medida por los premaxilares (Figura 4.42 y 4.48).

*Premaxilar [Pmx]*: el premaxilar de los Aspidorhynchiformes es una estructura inmóvil que sutura con el rostral y penetra profundamente en la región etmoidea (Brito 1997 p. 693 fig. 7). En *Vinctifer comptoni* está formado por dos regiones, una interna completamente lisa que se encastra en la región etmoidea del endocráneo y una externa o superficial que está ornamentada con pequeñas estrías longitudinales (Brito 1997 p. 689). El premaxilar de los individuos adultos puede estar desprovisto de dientes (*Vinctifer* y *Richmondichthys*), o no (*Aspidorhynchus* y *Belonostomus*). Ventralmente ambos premaxilares descansan sobre el vómer que puede o no tener dientes.

En *Belonostomus* nov. sp. A, el premaxilar es par y está constituido por dos partes, la interna completamente desprovista de ornamentación y la externa ornamentada con finas estrías longitudinales y pequeños tubérculos. La parte interna del premaxilar conjuntamente con el rostral conforman el tubo rostral o rostro, característico de los miembros del orden y descrito más arriba. El premaxilar tiene dos hileras de dientes, la hilera externa con pequeños dientes desprovistos de ornamentación, la hilera interna con dientes de mayor tamaño, cónicos y ornamentados con delgadas estrías longitudinales. Los dientes de la hilera interna aumentan de tamaño hacia el sector posterior del premaxilar.

*Rostral [Ro]*: el rostral de los Aspidorhynchiformes es un hueso laminar, levemente curvado ventralmente (convexo) y más largo que ancho. Se inserta anteriormente sobre la parte posterior de los premaxilares. El extremo posterior del rostral cubre la parte anterior del complejo fronto-parieto-dermopterótico (la porción correspondiente a los frontales) (véase: Figura 4.46).

En *Vinctifer* está recorrido por el canal infraorbitario que penetra en el sector anterior y forma la comisura etmoidal, de la cual se proyectan pequeños canalículos que se extienden hacia adelante (Brito 1997). En *Belonostomus* nov.



sp. A, el rostral es un hueso más o menos rectangular, se encuentra recubriendo parte del premaxilar (sector postero-dorsal), alcanzando el extremo anterior del complejo fronto-parieto-dermopterótico (la porción correspondiente a los frontales). Está ornamentado con delgadas estrías longitudinales. Debido al estado de preservación, no se pudo determinar con precisión la posición del canal sensorial infraorbitario y si exhibe o no ramificaciones. Sin embargo, pudo reconocerse un delgado canal en el sector posterior del rostral que podría representar la comisura etmoidal del canal sensorial.

*Ectopterigoides [ectp]*: el ectopterigoides de los Aspidorhynchiformes está formado por dos ramas que forman un ángulo de 90° a 110°. La rama anterior es ligeramente más larga que la posterior. La rama posterior recubre el entopterigoides. El ectopterigoides lleva dientes en la cara interna (Brito 1997 p. 700).

En *Belonostomus* nov. sp. A, el ectopterigoides es laminar, posee una hilera de dientes cónicos bien desarrollados, incluso más desarrollados que los del maxilar, algunos de estos dientes se curvan levemente hacia atrás. El borde dorsal está parcialmente preservado. La presencia de dientes bien desarrollados en el ectopterigoides se observa en algunos catúridos (por ejemplo: *Amblysemius pachyurus* Agassiz *Caturus furcatus* Agassiz, véase: Grande y Bemis 1998 figs. 405 y 401).

**Huesos de la órbita:** La condición general observada en todos los Aspidorhynchiformes es que la órbita está rodeada por los infraorbitales, el dermoesfenótico y el supraorbital (Figura 4.47). El anillo esclerótico está compuesto por dos placas.

*Serie infraorbital [infraorbital= io]*: en *Vinctifer* está compuesta por 5 a 7 infraorbitales, pequeños y rectangulares de los cuales el primero y el último son los más grandes. El primer infraorbital alcanza anteriormente al nasal y forma el borde antero ventral de la órbita. El resto de los infraorbitales (2 a 6) rodean la órbita, el más posterior es el más recto de toda la serie (Brito 1997 p. 696). La serie infraorbitaria de *A. acutirostris* está compuesta por 5 infraorbitales (de los cuales y al igual que en *Vinctifer*, el primero y el último son los más desarrollados

de la serie), el primero está en contacto con la expansión laminar del maxilar y se une al nasal antero-dorsalmente, el segundo infraorbital contacta con el borde dorsal del entopterigoides. El resto de los infraorbitales (3, 4 y 5) cubren, al igual que en los otros aspidorrínquidos, el borde anterior de los postorbitales (Brito 1997 p. 718). En *B. tenuirostris* la serie infraorbitaria está compuesta por 5 a 6 infraorbitales de los cuales el primero es el más alargado y el último el más grande de la serie. En algunos ejemplares del Cretácico de Israel, asignados al género *Belonostomus*, se observa fusión de algunos infraorbitales (Brito 1997 p. 732). Los ejemplares alemanes designados aquí como cf. *Belonostomus* sp. tienen 7-8 infraorbitales el primero de los cuales es el más desarrollado y alcanza el borde posterior del nasal (Figura 4.46), todos están recorridos por el canal sensorial infraorbitario que es simple y se ubica en el sector medio.

En el holotipo de *Belonostomus* nov. sp. A, la serie infraorbitaria está mal preservada y los elementos están desplazados de su posición original, con lo cual el número total de elementos que la componen se desconoce (Figura 4.49). Se pudieron reconocer siete elementos, los ventrales y postero-ventrales. Todos están recorridos en el sector medio por el canal sensorial infraorbitario. Cada infraorbital es más o menos rectangular y uno, el que se ubica justo debajo de la órbita (posiblemente el Io2), es mucho más alargado que el presente en los restantes miembros del género.

El extremo anterior del infraorbital (?Io2) de *Belonostomus* nov sp. A es similar al presente en los ejemplares alemanes asignados tentativamente al género *Belonostomus* (JM-ETT-117, JM-ETT 1900 y JM-ETT 981 [Figura 4.46]) y al presente en *A. sanzenbacheri* (JM-ETT 2a) esto es: con el extremo posterior aguzado y curvándose un poco hacia abajo hasta penetrar debajo del maxilar. El examen de *Aspidorhynchus sanzenbacheri* reveló que el canal sensorial del tercer infraorbital presenta canalículos accesorios [csia] que no habían sido mencionados hasta el momento en ningún aspidorrínquido y que al menos en los ejemplares examinados y descritos en esta tesis no están presentes. Los canalículos son tres, cortos y dirigidos posteriormente (véase: Figura 4.50A).

**Dermoesfenótico [Dph]:** el dermoesfenótico de *Belonostomus* nov sp. A, al igual que el presente en todos los miembros de la familia, es grande, triangular y presenta una proyección que se dirige posteriormente. Se ubica por detrás de la

serie infraorbitaria y por encima del suborbital. A pesar de que los huesos del aparato opercular están desplazados de su posición original, el dermoesfenótico estaría contactando al menos con el preopérculo. Comparar las Figuras 4.42 y 4.46 por ejemplo.

*Supraorbital [Sor]*: está parcialmente preservado, es rectangular y como en todos los miembros de la familia, es tres veces más largo que alto, se ubica por delante del dermoesfenótico cerrando la órbita dorsalmente.

*Placas suborbitales [Sob]*: los Aspidorhynchiformes presentan dos grandes placas suborbitales que son más o menos triangulares y recubren parcialmente el borde anterior del preopérculo (Figuras 4.46-47). La morfología de las placas postorbitales puede variar entre distintos individuos de un mismo género (Brito 1997 p. 696, Bartholomai 2004).

En *Belonostomus* nov. sp. A, las placas suborbitales no se encuentran en la posición original, sino que están algo desplazadas. Mediante la comparación con ejemplares articulados (p. ej., JM-ETT 117 cf. *Belonostomus* sp.) se pudo reconstruir la posición y número de placas suborbitales presente en el material objeto de estudio. Se identificaron dos placas suborbitales. La primera (**Sob1**) que es la más ventral que en todos los aspidorrínquidos se ubicada entre el preopérculo y la segunda placa suborbital (**Sob2**). En *Belonostomus* nov. sp. A se desplazó hacia arriba (Figura 4.51A), cubriendo en parte a la segunda placa suborbital. La **Sob1** es triangular pero con los vértices redondeados.

La segunda placa suborbital (**Sob2**) que en todos los aspidorrínquidos se ubica entre la primera placa suborbital (**Sob1**) y el dermoesfenótico. En *Belonostomus* nov. sp. A presenta el vértice anterior cubierto por la placa suborbital 1 (**Sob1**). Ambas placas suborbitales están finamente ornamentadas con pequeños tubérculos (Figura 4.51A). Para comparar la disposición y morfología de las placas suborbitales puede consultarse la Figura 4.51 o bien el esquema comparativo presentado en la Figura 4.47.

*Nasal [na]*: en todos los aspidorrínquidos, el nasal delimita el orificio nasal o narina (Figura 4.46). Contacta dorsalmente con el rostral y el complejo frontoparieto-dermopterótico, anteriormente con parte del premaxilar y posteriormente con el supraorbital arriba y con parte del primer infraorbital,

abajo. En el sector anterior, justo por delante de la narina, está atravesado por el canal infraorbitario y en la parte posterior por una parte del canal supraorbitario. No hay una conexión preorbitaria de los canales supra e infraorbitario (Brito 1997).

En *Belonostomus* nov. sp. A al igual que en todos los aspidorrínquidos, el nasal se encuentra delimitando el orificio nasal o narina el cual es perfectamente distinguible y se encuentra por delante y arriba de la órbita (véanse las Figuras 4.42 y 4.44). Limita dorsalmente con el rostral, anteriormente con el premaxilar y posteriormente con el supraorbital y con los elementos de la serie infraorbital. La diferenciación e identificación de los canales sensoriales (supraorbitario e infraorbitario) fue imposible debido a la preservación.

### **Serie opercular-**

*Preopérculo [Pop]*: el preopérculo de los Aspidorhynchiformes es un hueso triangular. Está recorrido posteriormente por el canal preopercular que puede o no tener ramificaciones. En todos los representantes está bien desarrollado. El preopérculo de *Belonostomus* y *Aspidorhynchus* es más grácil que el de *Vinctifer* y *Richmondichthys* (véase: diagrama comparativo en Figura 4.47). En todos los géneros, la rama superior es ligeramente más larga que la inferior y se adelgaza notablemente hacia arriba en donde contacta entre el posttemporal y extraescapular.

*Belonostomus* y *Aspidorhynchus* poseen un preopérculo con una morfología un tanto distintiva, presentando forma típicamente de “L”. Por otro lado, *Vinctifer* y *Richmondichthys* tienen un preopérculo más macizo, menos grácil, triangular, mucho más desarrollado que en los géneros precedentes. La rama ventral es más redondeada amplia.

El preopérculo de *Belonostomus* nov. sp. A es grácil, con forma de “L”, la rama dorsal es ligeramente más larga que la ventral. Está recorrido posteriormente por el canal sensorial preopercular el cual es completamente simple, sin ramificaciones (Figura 4.51A).

*Canal preopercular [csp]*: la posición del canal sensorial preopercular de los Aspidorhynchiformes es una de las autapomorfías del grupo (Maisey 1991, Brito 1997). Todos los géneros presentan el canal sensorial preopercular ubicado

en el borde posterior del preopérculo. El canal sensorial tiene dos ramas, una vertical y la otra horizontal que en la mayoría de los géneros confluyen formando un ángulo de aproximadamente 90° (Figura 4.52).

*Belonostomus* nov. sp. A presenta un canal sensorial simple sin ningún tipo de ramificaciones como las que sí están presentes y fueron descritas en otros miembros del orden a saber: *Aspidorhynchus* y *Belonostomus* (canal principal con ramificaciones simples) y *Vinctifer* (canal principal con numerosos canalículos o ramificaciones que se abren al exterior por medio de un ramillete de poros). Estas ramificaciones del canal sensorial principal no guardan relación ontogenética sino que son características de cada género, presentándose en individuos de diferentes tamaños y edades (Brito 1997 p. 697).

De igual modo, en casi la totalidad de los materiales de comparación de los géneros *Belonostomus* y *Aspidorhynchus* en los que fue posible identificar el canal sensorial preopercular (p. ej. cf. *Belonostomus* sp. JM ETT 117, JM ETT 49a, JM ETT 123a, JM ETT 128, JM ETT 981, MBf 3559; *Aspidorhynchus* sp. JM SOS 2856, SMNS 80431, SMNS 95445; *A. acutirostris* JM SOS 4609a, SMNS 80253; *A. sanzenbacheri* JM ETT 565, entre otros), se observó también la presencia de un canal sensorial accesorio [csa] nunca antes descrito (Figura 4.52). El mencionado canal es pequeño y se ubica dorsalmente al canal principal justo en el nivel donde ambas ramas (vertical y horizontal) se unen. Tiene forma de “n” y no contacta en ningún caso con el canal principal (Figura 4.52).

Este canal no está presente en *Belonostomus* nov. sp. A, ni tampoco fue observado en los representantes del género *Vinctifer*. La ausencia de canal accesorio preopercilar puede deberse quizás a enmascaramiento debido a fenómenos preservacionales, pérdida secundaria (por ejemplo porque los huesos en ese sector se hicieron más gruesos) o bien ausencia primaria. Es necesario disponer de más individuos para poder hacer alguna inferencia respecto de la presencia y/o ausencia de canal accesorio.

**Opérculo [Op]:** el opérculo de los Aspidorhynchiformes es el hueso más importante de la serie opercular. Es característico en todos los representantes del orden la presencia de un borde anterior del opérculo recto y borde posterior convexo (Figuras 4.47 y 4.53-54).

*Richmondichthys sweeti* presenta el margen ventral del opérculo débilmente dentado y su superficie está ornamentada con costillas concéntricas e irregulares de ganoína así como también con hileras de tubérculos (Bartholomai 2004 p. 530). La ornamentación del opérculo de *Aspidorhynchus* y *Belonostomus* consta de pequeños tubérculos, delicadas costillas concéntricas similares a las presentes en *Richmondichthys* o bien carecen de ornamentación (*A. acutirostris* [SMNS 80253], *A. sanzenbacheri* [JM ETT 2a, JM ETT 18a], *Aspidorhynchus* sp. [SMNS 80431, SMNS 95445:7], *B. muensteri* [MBf 1595], *B. kochi* [MBf 8625], *Belonostomus* sp. [MBf. 3559], cf. *Belonostomus* [JM ETT 49A, JM ETT 117, JM ETT 123A, JM ETT 128, JM ETT 981, JM ETT 1900], entre otros).

En *Belonostomus* nov sp. A, el opérculo (Figura 4.51A y 4.54) está preservado casi en su totalidad aunque exhibiendo varias fracturas. Al igual que en todos los *Aspidorhynchiformes* presenta el borde anterior recto y el posterior convexo y es el hueso más grande de la serie opercular. Es un hueso un poco más alto que ancho y está ornamentado con delgadas estrías y pequeños mamelones o tubérculos.

**Subopérculo [Sop]:** se ubica por debajo y atrás del opérculo (véase: Figuras 4.51C y 4.52). En *Richmondichthys sweeti*, el subopérculo está fuertemente ornamentado con costillas y tubérculos (Bartholomai 2004 p. 530). No se han reportado diferencias en el subopérculo de *V. comptoni*, *A. acutirostris* y *B. teniurostris* en las tres especies es pequeño y triangular (Brito 1997).

En *Belonostomus* nov. sp. A, el subopérculo está incompletamente preservado. Tiene forma triangular, se ubica ventralmente al opérculo y está parcialmente recubierto por este último. No fue posible determinar si existe ornamentación.

**Interopérculo [iop]:** la presencia de interopérculo en los *Aspidorhynchiformes* ha sido objeto de debate. Jordan (1921) citó su presencia en *Vinctifer* pero posteriormente Brito (1997), mencionó que no fue posible la individualización del interopérculo mencionado por Jordan (1921), ni en *Vinctifer*, ni en ningún aspidorrínquido. Brito (1997 p. 697) considera la ausencia de interopérculo como una pérdida secundaria, característica de la familia. Sin embargo, en algunos de los nuevos materiales de *Aspidorhynchiformes*

provenientes de las calizas litográficas de Ettling, designados aquí como cf. *Belonostomus* sp. (p. ej., JM ETT 128, JM ETT 981), he observado la presencia de interopérculo (Figura 4.46 y 4.52). La presencia de interopérculo en estas formas podría estar indicando que hubo una pérdida en los otros géneros (*Vinctifer*, *Aspidorhynchus* y otros *Belonostomus*).

En *Belonostomus* nov. sp. A, no fue posible identificar la presencia de interopérculo. Sin embargo el sector que estaría ocupado por este hueso, está muy mal preservado con lo cual no se descarta su presencia.

### **Postcráneo-**

*Vértebras:* todos los *Aspidorhynchiformes* tienen los centros vertebrales completamente osificados. Cada centro es más alto que ancho y en general tiene forma de reloj de arena. Están perforados por un canal central que permite el paso de la notocorda. El número de vértebras presentes en *V. comptoni* (Agassiz) es de 65 a 72 contando los centros vertebrales que están enmascarados por el opérculo y los centros responsables del sostén endoesqueletario de la aleta caudal. La pared externa de las vértebras de *V. comptoni* es lisa y la perforación para la notocorda es pequeña (Brito 1997 p. 702). Por otro lado, *B. tenuirostris* (Agassiz) tiene alrededor de 78 vértebras en la columna. Los centros vertebrales, al igual que en *Vinctifer*, son más altos que anchos pero la perforación que permite el paso de la notocorda es mucho más grande. De acuerdo con Saint-Seine (1949), las vértebras dejan un espacio entre ellas el cual aparentemente, no está osificado. Brito (1997) utilizó este carácter como diagnóstico para diferenciar *B. tenuirostris* de las otras especies presentes en las calizas litográficas de Solnhofen, Alemania.

*Belonostomus* nov. sp. A posee la columna vertebral en la mitad superior del cuerpo, a nivel de la hilera de escamas de la línea lateral y levemente por debajo de las perforaciones de la línea lateral. Las vértebras están en su mayoría cubiertas por las escamas, que están articuladas y en la posición que ocupaban en vida, sin embargo en el sector medio del fósil se logra distinguir una vértebra la cual está algo desplazada de su posición original. En el sector posterior del fósil hay otras dos vértebras que pueden ser reconocidas fácilmente. Los cuerpos vertebrales tienen forma de reloj de arena, muy comprimidas en el sector medio



con lo cual el foramen para el paso de la notocorda es pequeño. Las vértebras son levemente más anchas que altas, están fuertemente osificadas y carecen de ornamentación en las caras laterales.

En el sector postero-ventral del cuerpo se pudo diferenciar otra hilera de vértebras (aprox. 18) y algunos elementos (?radios o costillas) de otro pez. La superficie de estos otros cuerpos vertebrales está ornamentada con estrías bien marcadas lo que los diferencia claramente de los centros vertebrales del aspidorrínquido (más grandes, completamente lisos y fuertemente constreñidos en el sector medio). La presencia de ornamentación (costillas) en la superficie lateral de los centros vertebrales recuerda a la ornamentación presente en las vértebras de algunos teleósteos jurásicos (por ejemplo: *Pachythrissops* y *Elops*), lo cual podría indicar que estos elementos pertenecían a algún teleósteo que fue presa del aspidorrínquido, representado así contenido estomacal.

*Aleta pectoral [ap]*: la aleta pectoral de los Aspidorhynchiformes es muy característica, sus radios lepidotricos tienen forma espatulada o de cimitarra y no son muy numerosos, la aleta es relativamente corta y fuerte (Figura 4.53-54). En general el primer radio lepidotrico es levemente más grueso que los restantes y no está ramificado ni segmentado. A partir del segundo radio, todos se bifurcan distalmente. El primer radio de la aleta puede estar o no ornamentado con delicadas estrías mas o menos curvas. La aleta pectoral de los Aspidorhynchiformes carece de fulcras basales y marginales.

La aleta pectoral de *V. comptoni* está formada por 7 radios lepidotricos de los cuales el primero es el más robusto. Según Brito (1997), la aleta pectoral de *A. acutirostris* (Blainville) está compuesta por 10 radios lepidotricos, el primero de los cuales se dicotomiza en la región distal. Sin embargo, he podido comprobar que algunos ejemplares asignados a esta especie pueden tener entre 8-10 radios en la aleta pectoral y que en algunos casos no sólo el primer radio lepidotrico es el más robusto sino que todos los radios son igualmente robustos, cortos y espatuliformes o con forma de cimitarra. Asimismo, cada uno de los radios lepidotricos se bifurca distalmente aproximadamente 7 veces (por ejemplo: MBf 1575). Por otro lado, Brito y Ebert (2009) mencionan la presencia de 8-9 radios en la aleta pectoral de *A. sanzenbacheri* Brito y Ebert, pero mis observaciones en



distintos materiales (JM ETT 2a, JM ETT 565) denotan la presencia de 10-13 radios en la aleta pectoral. Brito y Ebert (2009), mencionan que el primer radio lepidotrico no está fusionado al propterigio condición establecida para todos los miembros de la familia. Sin embargo, mi examen de los materiales de *A. sanzenbacheri* no permitieron determinar esta condición.

En *Belonostomus* nov. sp. A, la aleta pectoral está incompletamente preservada, consta de 4 radios lepidotricos cortos, fuertes y espatuliformes o con forma de cimitarra (Figura 4.54). Los radios denotan un paulatino ensanchamiento hacia el extremo distal lo que les confiere la forma espatuliforme o de cimitarra. El extremo distal de los radios no está bien preservado. Sin embargo, el extremo más distal preservado del cuarto radio exhibe 3 bifurcaciones y/o ramificaciones asimétricas. La aleta pectoral de *Belonostomus* nov. sp. tiene similitud con la aleta de los ejemplares alemanes designados aquí como cf. *Belonostomus* sp. (Figura 4.53). Sin embargo, estos últimos ejemplares presentan al menos 7 radios lepidotricos en la aleta pectoral, los cuales disminuyen de tamaño y ancho caudalmente. Asimismo, cf. *Belonostomus* sp. presenta ramificaciones asimétricas en el extremo distal de cada lepidotrico, estas ramificaciones incrementan su número en los radios más posteriores de la aleta (por ejemplo: JM ETT 49a JM ETT 1900).

*Belonostomus* nov. sp. A presenta en el sector más anterior de la aleta, por delante del primer radio lepidotrico, dos elementos que podrían representar las bases de radios de esta aleta pectoral o bien de la aleta pectoral derecha.

### **Escamas-**

Los Aspidorhynchiformes se caracterizan por presentar escamas de tipo ganoideo con estructura *peg and socket* bien desarrollada [el *peg* es un proceso de la escama mientras que el *socket* es una faceta donde articulará el *peg*]. En todos, las escamas están organizadas en hileras dorsales y ventrales de escamas rómbicas, ornamentadas con estrías y tres hileras medias de escamas rectangulares más altas que anchas. El número de hileras dorsales y ventrales es variable. Las escamas de las hileras laterales pueden estar muy ornamentadas como en *Richmondichthys* o no presentar ningún tipo de ornamentación e incluso, en algunos géneros (*Aspidorhynchus*) la ganoina está ausente. Las tres hileras de

escamas de los flancos pueden tener todas el mismo o muy similar tamaño (*Aspidorhynchus*) o bien tener las escamas de la línea lateral un poco más desarrolladas que las inmediatamente superiores e inferiores (*Belonostomus*, *Vinctifer* y *Richmondichthys*). Las escamas de los flancos se hacen más pequeñas y rectangulares conforme alcanzan el pedúnculo caudal del pez. Los ejemplares adultos pueden presentar ganoina en las escamas (*Belonostomus*, *Vinctifer* y *Richmondichthys*) o no (*Aspidorhynchus*). Sin embargo los ejemplares juveniles de *A. acutirostris* presentan una delgada capa de un tejido que según Brito (1997 p. 723) es muy similar a la ganoina y muy probablemente se corresponda con ella. De este modo, la ausencia de ganoina en *Aspidorhynchus* es adquirida secundariamente y la presencia o ausencia de ganoina en los huesos y escamas de individuos juveniles no puede ser utilizada con valor sistemático.

En *Belonostomus* nov. sp. A, las escamas de los flancos del pez están mayormente articuladas y en la posición que ocupaban en vida. Las escamas de las hileras ventrales y dorsales por otro lado están bastante desarticuladas (Figura 4.41 y 4.55B). Todas presentan una cobertura más o menos espesa de ganoina, la cual se ha preservado sólo en algunas escamas y en algunas zonas. La mayor parte de las escamas de los flancos del pez se preservaron como moldes, son más altas que anchas, rectangulares y están ordenadas en tres hileras horizontales. La hilera media (central o de la línea lateral) es ligeramente mayor que la inmediatamente superior e inferior y está representada por aproximadamente 32 escamas, la línea lateral se ubica en el cuarto superior de las escamas, situación similar a la presente en *Vinctifer comptoni* (Figura 4.55A). Las escamas de los flancos presentan una costilla media (en algunas un poco desplazada del sector medio), que divide a la escama en dos mitades iguales o casi iguales. En aquellas escamas donde pudo observarse la cobertura de ganoina, la ornamentación está representada por delgadas y/o delicadas costillas. El borde libre de la escama no presenta dentículos.

Las escamas del sector ventral del cuerpo se encuentran ordenadas en 4-5 hileras (vs. 5 hileras en *Vinctifer*, 4-6 en *Richmondichthys*, 5-6 en *Aspidorhynchus* y 5 en *Belonostomus*) y las del sector dorsal en 2-3 hileras (vs. 3 en *Belonostomus*, 2 en *Aspidorhynchus* y *Vinctifer* y no menos de 4 en *Richmondichthys*). En ambos

sectores las escamas son rómbicas u ovaladas, más pequeñas que las de los flancos y están ornamentadas con fuertes costillas.

#### 4.5.1.3 Discusión y comentarios

El ejemplar aquí descripto es asignado al género *Belonostomus* porque comparte muchas de las características típicas del género como ser: escamas medias de los flancos (o de la línea lateral) más desarrolladas que las inmediatamente superiores e inferiores, escamas de los flancos escasamente ornamentadas con delicadas costillas o estrías. Predentario de igual longitud o levemente más corto que el premaxilar. Predentario que contacta con el dentario por medio de una sutura en forma de “v”. Predentario con una hilera media de dientes cónicos fuertes ornamentados con costillas longitudinales, presencia de ganoina en las escamas y huesos del cráneo. Asimismo, comparte con los ejemplares alemanes designados aquí como cf. *Belonostomus* sp. el hecho de presentar una cúspide accesoria en los dientes que componen la hilera medial del predentario.

Se distingue de *Vinctifer* porque en éste el predentario es corto, el preopérculo es más robusto, menos grácil, el maxilar presenta expansión ventral y pequeños denticulos en toda su longitud, no hay supramaxilar, el premaxilar es edéntulo en individuos adultos, y el predentario y dentario tienen pequeños dientes cónicos. Se diferencia de *Richmondichthys* porque en éste las escamas de los flancos y los huesos del cráneo están fuertemente ornamentados con tubérculos y estrías de ganoina, el predentario es sumamente corto y edéntulo, el dentario, premaxilar y paraesfenoides son edéntulos. Se diferencia de *Aspidorhynchus* porque en éste las escamas de los flancos tienen todas el mismo tamaño, la ganoina está ausente (al menos en individuos adultos) y el predentario es siempre más corto que el de *Belonostomus* nov. sp. A y contacta con el dentario mediante una sutura vertical.

Por otro lado, debido al gran tamaño y a la ornamentación presente en las escamas, *Belonostomus* nov sp. A tiene cierta similitud con la especie *B. novaki* Gorjanovic-Kramberger y *B. hooley* Woodward (ambas del Cretácico de Inglaterra). Sin embargo, hay que destacar que la validez de estas especies fue puesta en duda por Brito (1997), ya que en el caso de *B. novaki*, la especie está

fundada en un espécimen incompleto y como fuera mencionado por Brito (1997) sería probablemente sinónimo de *B. crassirostris* Costa (Cretácico del Líbano). En el caso de *B. hooley* el gran tamaño de las escamas, la única autapomorfía de esta especie, no sería un carácter válido (ver: Brito 1997 p. 741). Recientemente, Bogan *et al.* 2011 fundaron la especie *B. lamarquensis* basada en restos escasos, mal preservados e incompletos (neurocráneo incompleto, predentario incompleto, vértebras aisladas e incompletas y algunas escamas, en su mayoría fragmentarias) sumando además un neurocráneo incompletamente preservado de aproximadamente 50mm de longitud total que fuera previamente asignado al género *Vinctifer* por Brito (1997). Todos los materiales provienen del Cretácico de Río Negro, Argentina.

Los caracteres observados en *Belonostomus* nov. sp. A [predentario casi tan largo como el maxilar, maxilar con expansión laminar dorsal, premaxilares y predentario con dientes distribuidos en toda su longitud, presencia de tres hileras de escamas ganoideas en los flancos y mayor desarrollo de la hilera media (línea lateral) de escamas], permiten incluir este ejemplar dentro del género *Belonostomus*.

La determinación de una nueva especie está fundada en la presencia de un canal preopercular simple sin ningún tipo de ramificación. Ausencia de un canal accesorio anterior. Aleta pectoral con todos los radios robustos y espatuliformes o con forma de cimitarra. Gran tamaño y robustez observado para un representante jurásico del género. Predentario con dos hileras externas de dientes más una hilera medial; los dientes de las hileras externas no están ornamentados, los de la hilera medial tienen estrías en toda su longitud y una cúpide accesorio.

Asimismo, esta especie podría estar vinculada quizás con las formas cretácicas de grandes dimensiones. Cabe destacar también que este ejemplar es el representante jurásico más grande conocido hasta el momento.

***Belonostomus nov. sp. B***

(Figuras 4.56-59, 4.61-67, 4.68B, 4.69, 4.72-73, 4.75)

**Holotipo de *Belonostomus nov. sp. A*:** MOZ-Pv 3642 (Figuras 4.56-57, 4.72), ejemplar completo, parcialmente articulado, con la columna arqueada en “S”, escamas desarticuladas pero asociadas, cráneo preservado en vista dorsal, esto es, con el plano de simetría perpendicular al plano de estratificación, premaxilar, predentario y dentario desarticulados pero asociados, preopérculos desarticulados.

**Material referido:** MOZ-Pv 1155: esqueleto casi completo con cráneo en vista dorsal (con el plano de simetría perpendicular al plano de estratificación), opérculos desarticulados pero asociados, escamas articuladas, sin esqueleto caudal preservado, sin aletas pares ni impares; MOZ-Pv 1769 a-b (parte y contraparte): ejemplar casi completo columna vertebral articulada, mandíbula inferior desplazada de la posición original pero con ambas hemimandíbulas articuladas, aparato branquial completo, arco hioideo representado por epibranchiales, ceratobranquiales e hipobranquiales, huesos del complejo opercular desplazados, escamas desarticuladas pero asociadas. No se observan aletas pares ni impares; MOZ-Pv 1536: ejemplar desarticulado e incompleto representado por cráneo desarticulado donde se observan los huesos mandibulares, el aparato branquial y escamas en su mayor parte articuladas y en posición de vida, no se observa la columna vertebral, ni el esqueleto y/o aleta caudal, no se observan aletas pares ni impares, los huesos están en su mayoría desarticulados y desplazados de su posición original; MOZ-Pv 1163: ejemplar completo, parcialmente articulado, con escamas desarticuladas pero asociadas, huesos del cráneo desplazados del eje del cuerpo y parcialmente articulados, columna vertebral arqueada, cintura pectoral completamente desarticulada del cuerpo del pez pero asociada.

**Procedencia geográfica:** calizas litográficas de la cantera “El Ministerio”, Área de Los Catutos (38° 47'40"S; 70° 10'05"O), Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén.

**Procedencia estratigráfica:** Grupo Mendoza, Formación Vaca Muerta, Miembro Los Catutos. Titoniano medio - superior temprano, Jurásico Superior.

**Diagnosis de la especie** (basada en una combinación única de caracteres): rostro conformado en su mayoría por los premaxilares; complejo dentario-predentario levemente más corto que el rostro; sutura entre dentario y predentario en bisel o en “v”; premaxilares con dos hileras de dientes distribuidos en toda su longitud (la hilera externa con dientes de menor tamaño que los presentes en la hilera interna) [\*]; maxilar con expansión dorsal cuadrangular y ubicada en el tercio anterior [\*]; predentario con una hilera central de dientes grandes y una hilera externa de dientes más pequeños; dentario relativamente corto y ancho con proceso coronoideo relativamente alto; canal sensorial que recorre el dentario en el borde inferior del mismo; dentario con dos hileras de dientes cónicos fuertes (la externa de menor tamaño que la interna); escamas laterales o de los flancos del cuerpo, rectangulares, dos veces más altas que anchas, generalmente lisas y con delicadas denticulaciones en el margen posterior [\*]; vértebras del sector medio del cuerpo tan anchas como largas, centros preurales (1, 2 y 3) más altos que anchos; centro preural 1 representado por cordacentro; centros urales no calcificados a excepción del primero que está compuesto por cordacentro; las superficies laterales de los centros vertebrales son lisas; presencia de ganoina en las escamas y los huesos del cráneo; huesos del techo del cráneo en algunos casos muy ornamentados [\*]; preopérculo en “L” y con canal sensorial simple; preopérculo sin canal sensorial accesorio; sin interopérculo (caracteres señalados como [\*] son únicos).

#### 4.5.2 Descripción

##### Características generales

Peces Aspidorhynchiformes relativamente bien preservados, la mayoría presentan los huesos del cráneo desarticulados y asociados.

-*Medidas* (las medidas fueron tomadas en el holotipo)

- longitud total del cráneo: 82, 5 mm.
- longitud total del cuerpo: 355 mm.
- longitud del dentario: 26 mm.

Complejo fronto-parieto-dermopterótico, cuando se preserva lo hace con el plano de simetría perpendicular al plano de estratificación del sustrato. La mayoría de los ejemplares presenta algunos huesos (preoperculares,

postorbitales dentario, maxilar, premaxilar), desplazados de la posición original. En todos los ejemplares estudiados la columna está arqueada en mayor o menor medida. Las escamas están desarticuladas pero asociadas, no se pudo establecer el número total de escamas que conforman las series dorsal, ventral y lateral. El dentario es relativamente corto y ancho (aunque no es tan ancho como el presente en *Vinctifer*), tiene dos hileras de dientes (vs. una hilera en *Vinctifer*). El predentario, a diferencia de lo que se observa en *Vinctifer*, *Aspidorhynchus* y *Richmondichthys*, es delgado y largo alcanzando el extremo anterior del premaxilar o siendo levemente más corto que éste, condición similar a la observado en *Belonostomus*. La sutura entre predentario-dentario es en “v” como en todos los representantes jurásicos del género aunque algunos presentan una sutura en bisel similar a lo que se observa en *Aspidorhynchus* o en los representantes cretácicos del género *Belonostomus*, ningún ejemplar tiene sutura vertical entre predentario-dentario como la que sí se observa en *Vinctifer*. El premaxilar es largo y lleva dos hileras de dientes (vs. una hilera de dientes en *B. tenuirostris*) los cuales se ubican sobre los dos tercios posteriores del premaxilar. La hilera externa tiene dientes cónicos pequeños sin ornamentación, los dientes de la hilera interna son más grandes que los de la hilera externa y están ornamentados con delgadas costillas. Las aletas pares e impares no se preservaron completas en ninguno de los ejemplares estudiados, sin embargo pudieron reconocerse radios lepidotricos aislados que por su morfología (espatuliformes o con forma de cimitarra), son interpretados como pertenecientes a la aleta pectoral. Ningún ejemplar presenta la aleta caudal con los radios lepidotricos articulados. El esqueleto caudal se preservó en dos de los ejemplares estudiados (MOZ-Pv 3642 y MOZ-Pv 1763) y es de tipo homocercos. Los centros urales no están completamente osificados y se encuentran representados únicamente por cordacentro, los hipurales son independientes de los centros al igual que en *B. tenuirostris* (JM SOS 2844 y JM SOS 2841) y en *A. acutirostris* (Brito 1999 p. 253 fig. 3), claramente diferente de lo que se observa en *V. comptoni* (Brito 1999 p. 251 fig. 1).

## Cráneo-

La posición y morfología de los huesos del cráneo de *Belonostomus* nov. sp. B es similar a la descrita para otros aspidorrínquidos jurásicos (Woodward 1895, Assman 1906, Brito 1997, entre otros). A continuación se describen con el mayor detalle posible, debido al estado de preservación y al grado de preparación, los distintos huesos del cráneo. Al igual que en la mayoría de los representantes del género, las suturas entre los huesos que conforman el techo del cráneo son difíciles de observar.

*Complejo fronto-parieto-dermopterótico [F+P+Dpt]*: como en todos los miembros de la familia, el complejo fronto-parieto-dermopterótico representa la mayor proporción del techo del cráneo (Figura 4.57-59). En los ejemplares en los que se pudo medir, se comprobó una longitud del complejo óseo de aproximadamente 35 mm. El ancho del complejo fronto-parieto-dermopterótico es casi constante en toda su longitud a excepción de un leve ensanchamiento a nivel de la órbita, la apófisis orbitaria [**aorb**] (Figura 4.59). Al igual que en la mayoría de los miembros de la familia, ambas mitades del complejo son un tanto asimétricas. La sutura entre ellas se encuentra en el nivel medio del cráneo aunque a veces está un poco desplazada. Esta sutura es recta o casi recta (MOZ-Pv 1763 Figura 4.59A) o bien, aserrada con interdigitaciones bien marcadas (MOZ-Pv 1769b Figura 4.59B).

El canal sensorial supraorbitario [**css**] que fue observado en MOZ-Pv 1769b y MOZ-Pv 1763, se dirige paralelo a los bordes laterales del complejo óseo, curvándose a nivel de la apófisis orbitaria para unirse con el canal infraorbitario (Figura 4.59A). En *Belonostomus* nov. sp. B, el complejo fronto-parieto-dermopterótico puede estar fuertemente ornamentado con estrías y tubérculos de ganoina (Figura 4.58 y 4.59B), ornamentación que en el ejemplar tipo se conservó sólo como una impresión o bien ser más o menos lisa. La marcada ornamentación de los huesos es un carácter compartido con *B. tenuirostris* (Agassiz). La ausencia de ornamentación es común en otras formas como por ejemplo los ejemplares alemanes designados aquí como cf. *Belonostomus* e incluso en formas juveniles (Figura 4.60).



*Dermoesfenótico [Dph]*: como fuera mencionado anteriormente, los *Aspidorhynchiformes* tienen un dermoesfenótico triangular cuyo extremo más agudo se dirige posteriormente (véase: Figura 4.51B-C). El tamaño del dermoesfenótico varía entre los distintos miembros del orden siendo más robusto en *Aspidorhynchus*, *Belonostomus* y *Richmondichthys* y mucho más delgado y grácil en *Vinctifer*.

En *Vinctifer*, *Richmondichthys* y *Aspidorhynchus* el dermoesfenótico contacta con el extremo más distal del preopérculo. Contrariamente, y según Maisey (1991) y Forey *et al.* (2003) en *Belonostomus*, lo hace directamente con el opérculo. Sin embargo esta última condición no ha sido observada en ninguno de los especímenes del género *Belonostomus* utilizados como material de comparación, ni en los ejemplares argentinos aquí estudiados.

En la mayor parte de los ejemplares del género *Belonostomus* examinados el dermoesfenótico contacta con el extremo más distal del preopérculo a través de una delgada proyección posterior, sin embargo en algunos casos esta proyección no alcanza el preopérculo (Véase: Figura 4.51B).

Ventralmente, el dermoesfenótico contacta con el suborbital 2 [Sob2], anteriormente con al menos 3 infraorbitales. Dorsalmente contacta el fronto-parieto-dermopterótico.

En *Belonostomus* nov. sp. B, el dermoesfenótico está completamente desarticulado del resto de los huesos del cráneo, sin embargo pudo ser reconocido por su morfología y por encontrarse siempre asociado a las placas suborbitales.

*Premaxilar [Pmx]*: como fuera mencionado anteriormente en esta tesis en los aspidorrínquidos, los premaxilares constituyen la parte principal del rostro. Es un hueso par que se fusiona en la línea media. En la mayor parte de los casos, la sutura entre ambas mitades del premaxilar no es fácil de diferenciar confiriéndole al hueso la impresión de ser una osificación impar. El premaxilar está formado por dos partes, la externa ornamentada y la interna lisa. La parte interna es la que forma el tubo rostral que penetrará en la región etmoidea haciendo que el premaxilar sea una estructura completamente fija e inmóvil.

En el holotipo de *Belonostomus* nov. sp. B, el premaxilar está desplazado de su posición original y el sitio originalmente ocupado por este hueso se preservó como una impresión, sólo se conservó el extremo más anterior del premaxilar (Figura 4.57). El premaxilar está ornamentado externamente con delicadas estrías longitudinales siendo esta la característica más común presente en todos los miembros del orden. Sin embargo esto es diferente a lo observado en por ejemplo *B. cinctus* Agassiz (pequeñas gotas de ganoina o gránulos) del Turoniano de Inglaterra o en *B. tenuirostris* (estrías fuertes) del Kimmeridgiano de Francia y Titoniano de Alemania.

Por otro lado y al igual que en *Belonostomus* sp. nov. A, hay dos hileras de dientes cónicos uniformemente distribuidos a lo largo de toda la longitud del premaxilar, la serie externa tiene dientes más pequeños que la interna. Los dientes más anteriores están curvados hacia atrás (Figura 4.61). La presencia de dientes en el premaxilar es común en otras especies del género *Belonostomus*, *Aspidorhynchus* y fue reportada en individuos juveniles de *Vinctifer* (Brito 1997).

El premaxilar tiene una longitud de ca. 50 mm (48 mm [MOZ-Pv 1536, MOZ-Pv 3642, MOZ-Pv 1155] y 50 mm [MOZ-Pv 1769 a, b]).

Los dientes del premaxilar de *Belonostomus* nov. sp. B están distribuidos en casi toda la longitud del hueso (a excepción del extremo más anterior, que en algunos de los ejemplares estudiados es edéntulo (Figura 4.61). Esta última condición puede deberse bien a una ausencia primaria de dientes en el extremo anterior tal como se observa en *B. tenuirostris* (véase: Brito 1997 p. 731 fig. 43) y en *B. münsteri* (Agassiz) o bien a una pérdida secundaria de los mismos durante el proceso de preparación aunque esto último parece poco probable.

La longitud del premaxilar vs. predentario como así también la forma y gracilidad del premaxilar de *Belonostomus* nov. sp. B son similares a lo que fuera descrito por Brito (1997) para *B. münsteri*. La porción dentada del premaxilar posee dientes cónicos que se distribuyen uniformemente sobre el hueso. En el sector anterior son delgados y afilados y están inclinados (e incluso curvados) hacia atrás (Figura 4.61). Los dientes del aumentan de tamaño de adelante hacia atrás, siendo los más posteriores muy robustos y están ornamentados con delgadas costillas.

No se observó capuchón de acrodina en los dientes. Este último carácter fue reportado por Friedman (2012b) en un fragmento del Cretácico de Bélgica que fue designado por este autor como *Belonostomus* sp.. Además, como en todos los representantes de la familia, ambos premaxilares se unen en la línea media mediante una sutura que no es fácil de observar confiriéndole a ambos premaxilares la impresión de ser un hueso impar.

*Rostral [Ro]*: como fuera mencionado anteriormente, el rostral de los *Aspidorhynchiformes* es impar, convexo y más o menos triangular. Generalmente es dos veces más largo que ancho. Está recorrido anteriormente por el canal infraorbitario del cual pueden o no radiar canalículos hacia el margen anterior.

En *Belonostomus* nov. sp. B, el rostral pudo ser identificado en el ejemplar MOZ-Pv 1763, en donde se preservó como un hueso aislado y desplazado de su posición original. Se pudo distinguir la comisura etmoidal [cet] que se encuentra ubicada en el sector medio-posterior del rostral, no en el sector anterior del hueso. La comisura etmoidal no es recta sino que es cóncava hacia la parte posterior del rostral (Figura 4.62B). En ninguno de los materiales examinados en esta tesis fue posible distinguir los canalículos mencionados por Brito (1997) para algunos ejemplares asignados al género *Vinctifer*.

### **Serie opercular-**

*Preopérculo [Pop]*: es grácil, triangular pero describe una “L” (similar a lo observado en algunos miembros de los géneros *Aspidorhynchus* y *Belonostomus*). El canal sensorial preopercular se ubica en el borde posterior del hueso y es simple (condición similar a la presente en *Belonostomus* nov. sp. A). A diferencia de lo que se observa en todos los demás aspidorrínquidos jurásicos, *Belonostomus* nov. sp. B no posee túbulos accesorios asociados al canal sensorial principal (Figura 4.62B y 4.63B). Tampoco existe un canal sensorial accesorio como el que fue observado en algunos miembros (adultos y juveniles) de los géneros *Aspidorhynchus* y *Belonostomus* (ver más arriba y Figuras 4.46, 4.51B, 4.52).

*Opérculo [Op]*: en algunos ejemplares se ha preservado como una impresión (Figura 4.63A), en otros se ha preservado completo (Figura 4.63B). Es

un hueso delicado, delgado. Al igual que en todos los miembros de la familia, el opérculo de *Belonostomus* nov. sp. B está hipertrofiado siendo el hueso más grande de la serie opercular. Tiene el borde anterior recto y el posterior convexo. La superficie del hueso es casi completamente lisa (MOZ-Pv 1763), o bien presenta el borde postero-inferior ornamentado con delicados tubérculos (MOZ-Pv 1769). En algunos ejemplares se distingue la foseta de articulación con el proceso opercular del hiomandibular.

*Subopérculo [Sop]*: es pequeño y triangular. Se ubica entre el opérculo y el preopérculo. Morfológicamente es similar al subopérculo presente en todos los miembros del orden. Asimismo, la posición y relación que este guarda con el opérculo y preopérculo son similares a las descriptas para todos los miembros del orden.

*Interopérculo [Iop]*: hasta el momento y con los materiales disponibles no ha sido posible detectar la presencia de interopérculo en el material de Argentina. Sin embargo, y como fue mencionado más arriba, algunos ejemplares alemanes muy bien preservados, provenientes de las calizas litográficas de Ettling, Alemania y referidos aquí a cf. *Belonostomus* sp. presentan un hueso que interpreto como interopérculo (véase por ejemplo las Figuras 4.51B y 4.52).

### **Serie orbital-**

*Infraorbitales [io]*: los infraorbitales, al igual que en todos los representantes de la familia, son más o menos rectangulares (más largos que anchos) y están recorridos en el sector medio por el canal sensorial infraorbitario simple (Figura 4.64). Lamentablemente, ninguno de los ejemplares estudiados tiene los infraorbitales articulados con lo cual estimar el número total de elementos fue imposible. Sin embargo fue precisamente gracias a la desarticulación que pude observar características nunca antes mencionadas, así en el ejemplar MOZ-Pv 1536 se identificaron los infraorbitales ventrales (presumiblemente el **Io** 2 y 3), los mismos tienen forma de lágrima, con un extremo ancho cuyo margen presenta, en el sector superior, 3 pequeños dentículos y en el inferior una muesca bien marcada y 2 dentículos pequeños (Figura 4.64B). El otro extremo es más aguzado. Los infraorbitales son cóncavos dorsalmente y convexos ventralmente (Figura 4.64).

*Suborbital [Po]*: los *Aspidorhynchiformes* presentan 2 placas suborbitales bien desarrolladas que se ubican posteriormente a los infraorbitales y cubren parcialmente el borde anterior del preopérculo (Figura 4.51).

*Belonostomus* nov. sp. B presenta las placas suborbitales desarticuladas, sin embargo han podido reconocerse, al igual que todos los miembros del orden, dos placas suborbitales. Las placas suborbitales tienen forma triangular a flabeliforme (Figura 4.63B). La ornamentación de las placas suborbitales es variable dentro de las especies del género *Belonostomus*. En algunos ejemplares argentinos (p. ej. MOZ-Pv 1536) pudo comprobarse que la ornamentación consta de gránulos de ganoina y delicadas costillas. Sin embargo, los ejemplares más pequeños, al igual que los ejemplares alemanes referidos aquí a cf. *Belonostomus* sp., no exhiben ornamentación en la superficie de los suborbitales. En *Richmondichthys* la placa suborbital ventral contacta ampliamente con el maxilar y se une a los infraorbitales 2 - 4 (Bartholomai 2004 p. 530).

### **Mandíbula superior-**

*Premaxilar [Pmx]*: fue descrito anteriormente con los huesos del techo del cráneo (ver más arriba).

*Maxilar [Mx]*: al igual que en *Belonostomus* y *Aspidorhynchus*, el maxilar presente en *Bleonostomus* nov. sp. B es delgado y tiene una expansión dorsal laminar (Figura 4.65).

El maxilar de *Belonostomus* nov. sp. B se preservó completamente aislado en el ejemplar MOZ-Pv 1536, con lo cual pudo ser descrito detalladamente. Mide 18,4 mm de longitud total. La expansión (lámina) dorsal mide 6 mm y no se ubica en la mitad del maxilar ni es tan elongada como la que fuera ilustrada por Brito (1997, p. 719) para *Aspidorhynchus acutirostris* o la observada en ejemplares alemanes designados aquí como cf. *Belonostomus* sp. (JM ETT 123 a, JM ETT 117 entre otros). Contrariamente, en *Belonostomus* nov. sp. B, la lámina o expansión dorsal está desplazada hacia el sector anterior del maxilar (condición similar a la observada en cf. *Belonostomus* sp. (JM ETT 128). Es más alta que la presente en *A. acutirostris* y es rectangular con el borde dorsal recto no convexo. Los bordes anterior y posterior de la expansión dorsal presentan una escotadura bien

marcada, esta escotadura no ha sido observada en otros materiales examinados y que no había sido mencionada en descripciones previas (Figura 4.65). El cuerpo del maxilar es delgado y presenta ambos extremos (anterior y posterior) afilados y levemente curvados hacia abajo. El extremo posterior del cuerpo del maxilar está levemente más curvado que el anterior. El maxilar lleva dientes cónicos y agudos, los cuales están distribuidos en toda su longitud. Los dientes del sector anterior se ubican de a pares y son un poco más grandes que los del sector posterior (Figura 4.65).

*Supramaxilar [Smx]*: en los Aspidorhynchiformes el supramaxilar es un hueso delgado, redondeado u ovalado que se ubica dorsalmente en el sector posterior del maxilar. Brito (1997) homologa el supramaxilar de *Belonostomus* y *Aspidorhynchus* con el presente en *Amia* y los teleósteos, remarcando que en ellos ocupa una posición diferente a la que ocupa en otros actinopterygios (ver más arriba). Sin embargo, Arratia (1999) menciona que un supramaxilar verdadero debería ubicarse, como su nombre lo indica, dorsalmente al maxilar poniendo en duda de la homología del supramaxilar presente en los aspidorrínquidos y paquicórmidos con el de los teleósteos. El supramaxilar de *A. acutirostris* corresponde a un cuarto de la longitud total del maxilar. Es un hueso laminar, redondeado y relativamente pequeño. En *Belonostomus* nov. sp. B, sólo pudo ser identificado el supramaxilar en un ejemplar (MOZ-Pv 4875) ya que por ser un hueso muy delicado, en el resto de los ejemplares o bien se perdió o bien la preservación de ese sector de la mandíbula superior no permitió la identificación del supramaxilar (véase diagrama interpretativo en Figura 5.16E). En el ejemplar MOZ-Pv 4875, el supramaxilar representa alrededor del 29 % de la longitud total del maxilar.

### **Mandíbula inferior-**

En el holotipo de *Belonostomus* nov. sp. B la longitud de la mandíbula inferior representa un 72% de la longitud total del cráneo con lo cual el rostro es un 28% más largo que la mandíbula inferior. El predentario representa el 66% respecto del largo total del premaxilar. El predentario es más largo que el dentario (en aproximadamente un 17%). El premaxilar representa el 56% de la

longitud total del cráneo. En *B. tenuirostris*, *B. longirostris* Lambe y *B. cinctus* Agassiz, el predentario representa el 65% de la mandíbula. En *B. münsteri* (Agassiz), el predentario representa el 60% de la mandíbula, *B. crassirostris* Costa, representa el 45% del largo de la mandíbula. En *B. dorsetensis* Woodward y *B. helongandicus* Taverne y Ross, representa el 50% del largo de la mandíbula.

*Predentario [Pdt]*: como fuera mencionado anteriormente, el predentario de los aspidorrínquidos es una osificación impar. Dependiendo del género, tiene distinta longitud, siendo muy corto en *Richmondichthys*, corto en *Vinctifer* y algunas especies del género *Aspidorhynchus* o largo como en *Belonostomus* y algunas especies del género *Aspidorhynchus*.

Es un hueso más largo que ancho y en corte transversal tiene forma de “V”. Posee una hilera media de dientes cónicos, fuertes, a menudo ornamentados con estrías y una serie externa de dientes pequeños.

El predentario sutura con el dentario por medio de una unión que puede ser cartilaginosa (=sincondrosis) o no (Forey *et al.* 2003). Por otro lado, el tipo de sutura entre dentario y predentario podría estar relacionado con la movilidad entre ambos elementos (Forey *et al.* 2003). La sutura puede ser recta (*Aspidorhynchus*, *Vinctifer*, *Richmondichthys* y *Belonostomus*), en bisel (*Belonostomus*) o en “v” (*Belonostomus*). En *Belonostomus* nov. sp. B, la sutura entre predentario y dentario es en “v” (típica de los representantes jurásicos del género *Belonostomus*) (véase: Brito 1997, Forey *et al.* 2003 entre otros).

En el ejemplar tipo, el predentario es aproximadamente 12 veces más largo que ancho, similar a lo que se observa en *B. münsteri* (Brito 1997). Esta proporción es diferente a la observada en otras especies del género, por ejemplo: *B. tenuirostris*, *B. crassirostris* y *B. helongandicus* que tienen un predentario 10 veces más largo que ancho. En *B. cinctus* el predentario es 15 veces más largo que ancho. En *B. dorsetensis* es 5 veces más largo que ancho y en *B. longirostris* el predentario es 20 veces más largo que ancho.

La longitud del complejo predentario-dentario alcanza casi la totalidad de la longitud del rostro. En el ejemplar tipo, el predentario mide ca. 31 mm. Como en todos los aspidorrínquidos, los dientes están uniformemente distribuidos a lo largo de toda la longitud del predentario. Los dientes se disponen en una hilera



externa de dientes pequeños y sin ornamentación aparente más una hilera medial de grandes dientes cónicos estriados. El ápice de los dientes de la hilera medial no se preservó en el material tipo (Figura 4.66).

*Dentario [D]*: en los Aspidorhynchiformes el dentario es el hueso más ancho de la mandíbula inferior. En la parte posterior es más alto y desarrolla, conjuntamente con el angular, el proceso coronoide que en este grupo es relativamente elevado. Hacia el sector anterior se hace más delgado, ambas ramas del dentario confluyen en un “vértice” más o menos agudo que es el responsable de articular con el predentario. El dentario de los aspidorrínquidos tiene dientes cónicos, grandes que generalmente son más grandes hacia el sector posterior del dentario. El canal sensorial mandibular se ubica en la base del dentario; este canal en muchos casos no es simple y puede presentar numerosos canalículos accesorios (Brito 1997).

En el holotipo de *Belonostomus* nov. sp. B el dentario mide ca. 27 mm, mientras que en otros especímenes mide 31 mm (MOZ-Pv 1536) y 33 mm (MOZ-Pv 1769a) respectivamente. El dentario de *Belonostomus* nov. sp. B es un hueso relativamente ancho, más ancho en el sector posterior. Ambas ramas del dentario confluyen anteriormente formando una superficie que se encaja en la concavidad del predentario (sutura en “v” MOZ-Pv 3642) véase Figura 4.67. Este tipo de sutura en “v” es característica de las especies jurásicas del género *Belonostomus* (*B. tenuirostris*, *B. muensteri* y *B. dorsetensis*). En el sector posterior, el dentario forma el proceso coronoideo elevado.

Los dientes son cónicos, relativamente grandes y se disponen en una hilera externa donde están distribuidos uniformemente a lo largo de toda la longitud del dentario. Los dientes del sector posterior del dentario son levemente más grandes que los del sector anterior. En la cara interna de la rama izquierda del dentario del ejemplar tipo puede observarse un parche de pequeños dientes redondeados que son interpretados aquí como dientes del prearticular (Figura 4.67). El canal sensorial mandibular se ubica, como en todos los Aspidorhynchiformes, en el margen inferior del dentario, es recto y simple (Figura 4.67).



*Angular [Ang]*: en los Aspidorhynchiformes, el angular es un hueso pequeño, triangular que delimita la fosa de articulación para el cuadrado. Se ubica externamente en el sector posterior del dentario. Puede estar ornamentado con pequeños tubérculos o ser liso. Está atravesado en el sector anterior por el canal sensorial mandibular.

En *Aspidorhynchus sanzenbacheri* el angular es el último hueso de la mandíbula inferior. El angular de *Belonostomus* nov. sp. B no presenta diferencias significativas respecto de otras especies y/o géneros. No ha podido diferenciarse el canal sensorial mandibular.

*Articular [Art]*: en *Aspidorhynchus*, *Vinctifer* y *Richmondichthys* el articular es independiente del retroarticular y forma parte de la fosa de articulación para el cuadrado. En *Belonostomus tenuirostris*, el articular está posiblemente fusionado con el retroarticular (Brito 1997), la situación del articular respecto del retroarticular se desconoce para el resto de las especies del género *Belonostomus*.

En *Belonostomus* nov. sp. B, a diferencia de lo mencionando más arriba para *B. tenuirostris*, el articular es independiente del retroarticular y conjuntamente con el angular forma la fosa de articulación para el cuadrado.

*Retroarticular [rart]*: es un hueso pequeño rectangular y fuerte. Se ubica en el extremo postero-inferior de la mandíbula inferior, por detrás del articular, formando generalmente un proceso o apófisis que se proyecta hacia atrás. Como fuera mencionado más arriba, este pequeño hueso puede estar fusionado al articular o permanecer libre. En *Belonostomus* nov. sp. B, el retroarticular no está fusionado al articular (Figura 4.67).

#### **Aparato suspensorio-**

*Hiomandibular [Hio]*: el hiomandibular de los Aspidorhynchiformes es un hueso fuerte, masivo con forma de reloj de arena, que está dispuesto verticalmente en ángulo recto respecto del neurocráneo o bien presenta el extremo ventral levemente inclinado hacia adelante (véase: Figura 4.68A). Ambos extremos, dorsal y ventral, están bien osificados. En algunos ejemplares la porción ventral es más ancha que la dorsal. Del margen posterior dorsal se proyecta hacia atrás el proceso opercular (corto en *Aspidorhynchus*, *Belonostomus*

y *Vinctifer* y más largo en *Richmondichthys*). El extremo más dorsal del hiomandibular es el responsable de la articulación con el neurocráneo en la región del proótico. Ese extremo dorsal es alargado antero-posteriormente y amplio.

En *V. comptoni*, el hiomandibular está bien desarrollado, la superficie dorsal es pequeña en relación con la ventral. La cara lateral interna del hiomandibular tiene una cresta que se proyecta hacia delante formando una gran lámina sobre la cual se apoya el metapterigoides (Brito 1997 p. 699). El cuerpo del hiomandibular tiene un gran foramen para el paso del tronco hiomandibular del nervio facial. El extremo ventral está muy desarrollado, es flabeliforme y se proyecta un poco hacia adelante y sobre este se apoya el cuadrado. El ceratohial posterior, también se apoya sobre parte de la lámina ventral del hiomandibular.

El hiomandibular de *Aspidorhynchus* es más fuerte y más alto que el de *Vinctifer*, la porción dorsal está mucho más desarrollada y es casi tan grande como la porción ventral.

En *Belonostomus* nov. sp. B, el hiomandibular es robusto. La porción dorsal está mucho más desarrollada que la que se observa en *Vinctifer*, *Richmondichthys* y *Aspidorhynchus*. El proceso opercular es corto. El margen de articulación con el neurocráneo es horizontal, recto y presenta un reborde bien desarrollado. El cuerpo del hiomandibular presenta el foramen para el paso de la rama hiomandibular del nervio facial. El extremo ventral es flabeliforme, tiene una proyección anterior sobre la que se apoyará el metapterigoides. La cara interna del hiomandibular presenta una quilla (Figura 4.68B).

*Ectopterigoides [ectp]*: el ectopterigoides de los *Aspidorhynchiformes* está formado por dos ramas que forman un ángulo de aproximadamente 90°-120°, la rama anterior es más elongada y baja que la posterior. La rama anterior tiene dientes cónicos, pequeños en su cara interna que disminuyen de tamaño hacia el sector posterior. Internamente al ectopterigoides, se ubica el entopterigoides que es un hueso laminar que se fusiona parcialmente al ectopterigoides. Las suturas entre ambos huesos no son muy evidentes; por delante y encima del ectopterigoides se ubica el autopalatino, laminar y delgado cuyo margen dorsal es plano (Figura 4.68A).

En *Belonostomus* nov. sp. B los huesos del suspensorio no están muy bien preservados, sin embargo en el ejemplar MOZ-Pv 1769 a-b, pueden reconocerse el ectopterigoides y el entopterigoides. El autopalatino no pudo ser diferenciado en ninguno de los ejemplares descritos.

*Metapterigoides* [Mtg]: el metapterigoides se ubica dorsalmente al cuadrado, sobre la proyección laminar del hiomandibular. Es un hueso pequeño de forma más o menos redondeada, un poco más largo que alto. Tiene un foramen para el pasaje del nervio trigémino (V) y en el sector medio desarrolla una cresta más o menos marcada. En *Vinctifer comptoni* se diferencian dos procesos que delimitan una profunda muesca: el proceso *basalis* anterior e interno y el proceso *lateralis* posterior y externo (Figura 4.68A).

En *Belonostomus* nov. sp. B, el metapterigoides sólo se preservó, incompletamente, en el ejemplar MOZ-Pv 1769b, es un hueso redondeado, con una profunda muesca delimitada por el proceso *basalis* y el proceso *lateralis*.

### Esqueleto apendicular-

**Cintura escapular:** los componentes dérmicos de la cintura pectoral de los Aspidorhynchiformes son: posttemporal, cleitro y supracleitro. En los ejemplares argentinos asignados a *Belonostomus* nov. sp. B las cinturas están preservadas casi completamente, aunque en todos los casos desarticuladas del cráneo. En MOZ-Pv 1769a-b, ambas hemicinturas están preservadas. La hemicintura izquierda está preservada con su cara medial (=interna) expuesta mientras que la hemicintura derecha se preservó con la superficie lateral (=externa) expuesta. Debido a esta preservación se pudo hacer una descripción bastante completa de los elementos que componen la cintura escapular.

*Cleitro* [cl]: los Aspidorhynchiformes tienen el cleitro bien osificado, robusto y fuerte. Está compuesto por dos ramas que describen un ángulo de 90° aproximadamente. Ambas ramas poseen casi la misma longitud, aunque la rama vertical en algunos casos suele ser levemente más corta. El extremo terminal de la rama vertical del cleitro es delgado y agudo. En *Vinctifer*, la rama vertical es corta y recta.

El cleitro de *Belonostomus* nov. sp. B (Figura 4.69), tiene la rama vertical más corta que la horizontal, se curva levemente hacia adelante desde su base. La rama horizontal del cleitro de *Vinctifer* es más larga que la vertical y alcanza el borde posterior del preopérculo, posee además una lámina ventral que forma la pared posterior de la cámara branquial (véase: Brito 1997 p. 704). En algunos de los especímenes de las calizas litográficas de Ettling designados aquí como cf. *Belonostomus* sp., la rama horizontal del cleitro se extiende hacia adelante alcanzando el margen anterior del preopérculo (JM ETT 1900).

En *Belonostomus* nov. sp. B la rama vertical del cleitro es delgada, se curva en el tercio superior para finalizar en un extremo delgado y agudo. La rama horizontal es levemente más larga y amplia que la vertical, está provista de una lámina ventral que en algunos ejemplares es muy ancha. La expansión de la rama horizontal del cleitro de *Belonostomus* nov. sp. B, está mucho más desarrollada que la presente en algunos representantes del género *Aspidorhynchus*. Por otro lado, la expansión de la rama horizontal del cleitro de *Belonostomus* nov. sp. B, al igual que la rama vertical, tienen la superficie lateral ornamentada con delicadas estrías paralelas. Un tipo similar de ornamentación se encuentra presente también en algunos ejemplares alemanes hallados en las calizas litográficas de Ettling y referidos aquí como cf. *Belonostomus* sp. (por ejemplo: JM ETT 981). Medialmente la expansión de la lámina horizontal del cleitro es completamente lisa.

*Supracleitro [scl]*: el supracleitro de los *Aspidorhynchiformes* es triangular. Está atravesado dorsalmente por la porción cefálica de la línea lateral y generalmente está ornamentado con estrías (Brito 1997). El supracleitro pudo ser identificado en ejemplares de *Aspidorhynchus sanzenbacheri* (JM ETT 2a, JM ETT 18) como así también en numerosos ejemplares alemanes recientemente hallados y denominados aquí como cf. *Belonostomus* sp. (por ejemplo: JM ETT 117).

Debido al grado de desarticulación de los ejemplares argentinos de *Belonostomus* nov. sp. B, el supracleitro no pudo ser completamente individualizado. Sin embargo, en algunos ejemplares (por ejemplo: MOZ-Pv 1769b), justo por detrás y encima del cleitro se pudo comprobar la presencia de

un hueso delgado más o menos triangular que es interpretado aquí como supracleito (Figura 4.69C). El mismo es corto, mas o menos triangular, el extremo distal es muy agudo. Es mucho más delgado que el presente en *Richmondichthys* y *Vinctifer*. Siendo similar al cleitro de los ejemplares alemanes designados aquí como cf. *Belonostomus* sp. El contacto del supracleito con el cleitro es difícil de identificar en la mayor parte de los ejemplares. Sin embargo y por lo que pude determinar en el material argentino, al parecer cleitro y supracleito estarían más o menos solapados, en donde el cleitro estaría cubriendo al supracleito (en vista lateral) justo en su porción más proximal.

*Escápula + Coracoides + Mesocoracoides [Sca+Cor+MCor]*: el escapulo-coracoides de los Aspidorhynchiformes es fuerte y triangular, se ubica justo en el ángulo entre las dos ramas del cleitro y con el articulan directamente los radiales de la aleta pectoral. En *Vinctifer* y *Aspidorhynchus* la escápula es pequeña y está constreñida en el sector medio, hacia el sector anterior está perforada por el foramen escapular que permanece abierto en la parte anterior. La parte posterior de la escápula es el punto de anclaje para la aleta pectoral. Brito (1997), no pudo observar la cintura escapular de *Belonostomus*. Sin embargo, en los Aspidorhynchiformes (cf. *Belonostomus* sp.) recientemente hallados en las calizas litográficas de Ettling, existe una osificación muy bien desarrollada que por su morfología y posición es interpretada aquí como el escapulo-coracoides (p. ej., JM ETT 49a).

En los representantes argentinos del género fue posible la identificación de cada uno de los componentes de la cintura escapular. El coracoides [**Cor**] es el hueso más grande y fuerte de la serie, el cual está bien osificado. Se ubica en el sector medio-posterior del cleitro, en el ángulo que forman el brazo horizontal y vertical del cleitro, extendiéndose un poco por detrás del borde posterior del brazo vertical del cleitro. El coracoides desarrolla una expansión en el sector anterior en la cual se ubica el foramen coracoideo (Figura 4.69B).

La escápula [**Sca**] de *Belonostomus* nov. sp. B es masiva, pequeña, más o menos triangular. Contacta posteriormente con el coracoides (Figura 4.69 B-C). Medialmente se observó que el mesocoracoides se encuentra ubicado entre la escápula y el coracoides. Es un hueso pequeño y más o menos triangular.

### **Esqueleto apendicular-**

**Aletas pectorales:** en todos los Aspidorhynchiformes, los primeros radios de las aletas pectorales están ramificados sólo en su extremo más distal. Asimismo los primeros radios son más anchos que los subsiguientes. En ninguno de los géneros conocidos, las aletas pectorales exhiben fulcros basales ni marginales (=fringing fulcra). Los representantes argentinos no presentan las aletas pectorales articuladas a la cintura escapular, sino que por el contrario, los radios están completamente desarticulados pudiendo ser identificados en el material por su forma espatulada o de cimitarra característica de todos los miembros del orden.

### **Esqueleto apendicular-Cintura y aleta pélvica.**

En los representantes argentinos, debido al estado de preservación de los materiales, no pudieron ser reconocidas cintura pélvica ni aletas pélvicas.

### **Aletas impares-aleta dorsal, anal y caudal.**

Las aletas impares están más desarrolladas en *Belonostomus* que en cualquiera de los otros tres géneros. Todas las aletas impares presentan fulcros basales y fulcros marginales (=fringing fulcra) de desarrollo variable. Estos elementos accesorios están muy bien desarrollados y son fáciles de identificar en los Aspidorhynchiformes recientemente colectados en las calizas litográficas de Ettling, Alemania (p. ej., JM ETT 128, JM ETT 127). Lamentablemente, debido al estado de preservación de los ejemplares aquí descritos, no fue posible determinar la posición exacta de las aletas impares. De igual manera, el número de radios que estarían conformando las aletas impares permanece siendo una incógnita.

### ***Aleta caudal.***

La aleta caudal de los Aspidorhynchiformes es pequeña, homocerca, ahorquillada y profundamente furcada. Para ver la descripción de los elementos

dérmicos que componen la aleta caudal de estos peces ver más adelante *Aspidorhynchidae* indeterminado: "*Pholidophorus argentinus*". En esta sección se hará referencia al endoesqueleto que soporta la aleta caudal.

El endoesqueleto de la aleta caudal de este grupo de peces ha sido descrito en detalle por Brito (1997, 1999) y Arratia (2008a). El endoesqueleto de la aleta caudal de *Vinctifer comptoni* está compuesto por 5 vértebras preurales y 3 vértebras urales. Los primeros centros urales (i.e., centros urales 1 y 2), se fusionan entre sí, condición que se observa en los ejemplares adultos, mientras que en los juveniles están completamente separados. Hay 4 hipurales, los dos primeros, infradiastémicos. El primer hipural tiene forma triangular y se ensancha distalmente. El segundo hipural está bien desarrollado y perforado por una fenestra. Por otro lado, el endoesqueleto de *Aspidorhynchus acutirostris* se compone de 4 vértebras preurales, 2 - 3 centros urales osificados, compuestos por cordacentro y rodeados ventralmente por arcocentro. Los primeros centros urales están completamente separados en los individuos adultos. Hay 4 - 5 hipurales, los primeros dos infradiastémicos. El primer hipural es triangular y como en *Vinctifer*, es el de mayor tamaño. Los centros preurales de *Vinctifer* y *Aspidorhynchus* son cilíndricos, más anchos que largos y decrecen en grado de osificación hacia el sector caudal. Las caras de los centros vertebrales pueden o no estar ornamentadas, este carácter es variable entre diferentes ejemplares (Bruto 1999). Las Figuras 4.70 y 4.71 ilustran el esqueleto caudal de dos ejemplares asignados al género *Aspidorhynchus* sp. (JM SOS 3261 y JM SOS 3343) para comparar con los esqueletos caudales que se describen en esta tesis.

El endoesqueleto de *Belonostomus tenuirostris* está compuesto por 5 vértebras preurales y 2 centro urales. Los centro urales son cilíndricos, más anchos que largos y en ningún caso están ornamentados. Hacia el sector caudal decrecen en tamaño y los dos primeros centros preurales están formados únicamente por cordacentro. No hay arcos neurales o hemales, espinas y/o epurales asociados a los centros urales. Al menos 4 hipurales pudieron ser reconocidos, los primeros dos son infradiastémicos e independientes entre sí. Los hipurales 3 y 4 son siempre independientes entre sí.

A continuación se describe la aleta y el esqueleto caudal de *Belonostomus* nov. sp. B en el mayor detalle en que fue posible debido al estado de preservación



de los ejemplares. La aleta caudal de *Belonostomus nov. sp. B* es pequeña, débil y ahorquillada como la que se encuentra presente en todos los Aspidorhynchiformes. El endoesqueleto se compone de 5 vértebras preurales y 2 vértebras urales. Los radios y otros elementos asociados a la aleta caudal (fulcra basales, fulcra marginales y escudos), no pudieron ser reconocidos (debido a que no se preservaron) en ninguno de los ejemplares estudiados. Los centros vertebrales tienen forma de reloj de arena siendo más anchos que largos a excepción de los centros preurales (ver más abajo). Los arcos neurales y hemales así como sus espinas están más o menos desarrollados, los arcos se unen al centro vertebral en su sector medio y las espinas son largas, están completamente desarrolladas y fuertemente inclinadas hacia el eje de la columna vertebral.

*Vértebras preurales [PU]* (Figura 4.72 y 4.73): Las vértebras preurales son más o menos cilíndricas, más altas que anchas y disminuyen de tamaño y grado de osificación rostro-caudalmente. Los centros vertebrales están compuestos por arcocentro y cordacentro. Sin embargo, las vértebras preurales 1, 2 y 3 están parcialmente osificadas y se componen únicamente por cordacentro (Figura 4.72 y 4.73). En los centros que están completamente osificados, los arcos neurales y hemales se fusionan al centro en su sector medio. Las caras laterales de los centros vertebrales son lisas. Todos los arcos neurales y hemales tienen una espina bien desarrollada, la cual disminuye levemente de tamaño hacia el sector posterior del cuerpo. En *Belonostomus tenuirostris* (JM SOS 2844 Brito 1999 p. 256) no hay espina neural asociada al centro preural 1 (Figura 4.74). Sin embargo, en el ejemplar de *B. tenuirostris* (JM SOS 2841) hay un arco y una espina bien desarrollada en el centro preural 1. En *Belonostomus nov. sp. B*, el centro preural 1 presenta una espina neural completamente desarrollada, la cual está parcialmente preservada (Figura 4.72). Las espinas neurales son cilíndricas y rectas en el sector anterior del pez y se inclinan fuertemente hacia el eje de la columna hacia el sector posterior. El ejemplar MOZ-Pv 1763, presenta las espinas neurales de los arcos preurales 1 y 2 con la parte proximal cerca del eje de la columna pero el extremo distal de la espina se curva gentilmente hacia arriba. Por otro lado, las espinas hemales son cilíndricas y rectas en el sector anterior, ensanchándose y curvándose un poco conforme avanzan hacia el extremo



posterior del esqueleto caudal, esto se observa también en *B. tenuirostris* (JM SOS 2846, JM SOS 2844, JM SOS 2841).

*Vértebras urales [Vu]:* En los ejemplares argentinos asignados a *Belonostomus* nov. sp. B ningún centro ural está osificado. Contrariamente, están representados solamente por cordacentro que se evidencia en los bordes de unión de los centros urales con los hipurales. Todos los hipurales son individuales, es decir que no hay fusión de centros vertebrales urales [1+2] como sí ocurre en los individuos adultos del género *Vinctifer*. No fue posible distinguir ningún arco neural, espina o epurales asociado a los centros urales, de igual manera el único representante de la familia que posee una espina y arco neural bien desarrollado es *Vinctifer comptoni* (Brito 1999 p. 251).

*Hipurales [H]:* En *Belonostomus* nov. sp. B se desconoce el número total de hipurales; en el ejemplar tipo así como en MOZ-Pv 1763, se han preservado dos (Figura 4.72 y 4.73). Los hipurales están bien desarrollados y presentan el borde distal cartilaginoso. El hipural 1 tiene forma triangular y es el más desarrollado de la serie. El parahipural del material tipo es más angosto que el hipural 1 y se ubica por delante de este, presenta un surco medio (Figura 4.72). En el ejemplar tipo, los hipurales 1 y 2 presentan un surco medio bien desarrollado. No se observa una marcada inclinación del eje de la columna vertebral hacia arriba sino que todos los hipurales se mantienen en el mismo plano.

### **Esqueleto axial.**

*Columna vertebral:* las vértebras que componen la columna vertebral de *Belonostomus* nov. sp. B son por lo general más altas que anchas en el extremo posterior del cuerpo, mientras que en el sector anterior son casi tan altas como anchas. Las vértebras están calcificadas y formadas por prolongaciones de los arcocentros dorsales y ventrales, son lisas y el foramen para el paso de la notocorda es relativamente grande. Tal y como se observa en otros representantes del género *Belonostomus*. Las vértebras que sostienen la aleta caudal fueron descriptas más arriba. En el ejemplar tipo, la columna está compuesta por 75 vértebras (contando las que conforman el esqueleto caudal), en el ejemplar MOZ-Pv 1769a + b la columna está compuesta por aproximadamente 49 vértebras.

## Escamas

La morfología de las escamas de los distintos *Aspidorhynchiformes* fue descrita más arriba conjuntamente con *Belonostomus* nov. sp. A. Aquí se describen las escamas de *Belonostomus* nov. sp B.

En todos los ejemplares estudiados, las escamas [sc] están desarticuladas pero asociadas. Son de tipo ganoideo con una espesa cobertura de ganoina. Son lisas u ornamentadas dependiendo de la región del cuerpo a la que pertenezcan. Todas las escamas presentan articulación tipo “*peg and socket*” bien desarrollada. Las escamas de los flancos del cuerpo son rectangulares, más altas que anchas, la mayoría presenta la superficie lisa aunque algunas presentan costillas débiles y a menudo sinuosas. Todas las escamas de los flancos del cuerpo tienen el borde posterior delicadamente aserrado (vs. borde liso en *Belonostomus* nov. sp. A) (Figura 4.75).

Las regiones dorsal y ventral del cuerpo presentan escamas más pequeñas, romboidales, fuertemente ornamentadas con varias (8-12) estrías onduladas.

La ornamentación de las escamas es muy variable y esta variación, como fue mencionando anteriormente, está relacionada con la posición que ocupa la escama en el cuerpo del pez o bien a variaciones individuales independientes de la edad (Brito 1997).

### 4.5.2.1 Discusión y comentarios

El ejemplar aquí descrito es asignado al género *Belonostomus* porque al igual que *Belonostomus* nov. sp. A comparte muchas características típicas del género (escamas de los flancos rectangulares más altas que anchas, predentario levemente más corto que el premaxilar, predentario que contacta con el dentario por medio de una sutura en forma de “v”, predentario con una hilera media de dientes cónicos fuertes y una hilera externa de dientes cónicos más pequeños, dientes de la hilera media del predentario ornamentados con costillas longitudinales, presencia de ganoina en las escamas y huesos del cráneo, maxilar delgado con expansión dorsal bien desarrollada, pequeño tamaño, aleta caudal ahorquillada y con pocos elementos).

Se distingue de *Belonostomus* nov. sp A por varias características a saber: escamas de los flancos con aserramientos en el margen posterior y sin costilla que la divida en dos mitades subiguales, algunos ejemplares con fuerte ornamentación en los huesos del cráneo (tubérculos y costillas de ganoína), escamas dorsales y ventrales del cuerpo del pez con numerosas costillas sinuosas, maxilar con expansión dorsal cuadrangular ubicada en el tercio anterior; lámina dorsal del maxilar con dos muescas bien marcadas una anterior y una posterior. Predentario y dentario ornamentados con crestas y costillas longitudinales tenues, mandíbula inferior levemente más corta que la mandíbula superior, ejemplares de menor tamaño y más gráciles.

Al igual que *Belonostomus* nov sp. A se diferencia de *Vinctifer* por la longitud del predentario (corto en *Vinctifer*, largo en *Belonostomus* nov. sp. B), el preopérculo (triangular y robusto en *Vinctifer*, más grácil y en forma de “L” en *Belonostomus* nov. sp. B), maxilar (con expansión ventral en *Vinctifer*, sin expansión ventral pero con expansión dorsal en *Belonostomus* nov. sp. B), supramaxilar (ausente en *Vinctifer*, presente en *Belonostomus* nov. sp. B), premaxilar (edéntulo en *Vinctifer*, con dientes uniformemente distribuidos en *Belonostomus* nov. sp. B [salvo en el extremo más anterior que es edéntulo]), predentario (con una hilera de pequeños dientes cónicos en *Vinctifer*, predentario con una hilera externa de dientes cónicos pequeños y una media de fuertes dientes cónicos estriados en *Belonostomus* nov. sp. B), dentario (con pequeños dientes cónicos en *Vinctifer*, con dos hileras de dientes, la externa con dientes pequeños, la interna con fuertes dientes cónicos a menudo curvados hacia atrás en *Belonostomus* nov. sp. B). Se diferencia de *Richmondichthys* por el tamaño general del cuerpo (grande en *Richmondichthys*, pequeño en *Belonostomus* nov. sp. B), escamas de los flancos (mayores en *Richmondichthys*), predentario (sumamente corto y edéntulo en *Richmondichthys*, elongado y con dientes en *Belonostomus* nov. sp. B), dentario (completamente edéntulo en *Richmondichthys*), premaxilar (edéntulo en *Richmondichthys*), paraesfenoides (edéntulo en *Richmondichthys*). Se diferencia de *Aspidorhynchus* porque en éste las escamas de los flancos perdieron la ganoína (al menos en individuos adultos), el predentario es corto y contacta con el dentario mediante una sutura vertical.

El siguiente apartado corresponde a la redescrición y asignación del material tipo de "*Pholidophorus argentinus*" al Orden Aspidorhynchiformes. Estos resultados fueron presentados en reuniones científicas (Gouiric-Cavalli y Cione 2011b) y ha sido formalmente aceptada para su publicación en *Mesozoic Fishes 5* (Gouiric-Cavalli y Cione en prensa).

*Aspidorhynchidae* indet. Gouiric-Cavalli y Cione

(Figura 4.76)

*Pholidophorus argentinus* Dolgopol de Saez, 1939: 430, fig. 4.

"*Pholidophorus argentinus*" Dolgopol de Saez in Cione y Pereira (1990: 386, pl. 1 fig. A).

"*Pholidophorus*" *argentinus* Dolgopol de Saez en Arratia y Cione (1996: 63).

*Pholidophorus argentinus* Dolgopol de Saez en López-Arbarello, Rauhut y Moser (2008: 599).

**Especie tipo:** *Pholidophorus argentinus* Dolgopol de Saez, 1939.

**Material tipo de "*Pholidophorus argentinus*":** MLP 39-VI-30-4. Impresión de una aleta caudal con escamas que cubren la totalidad del pedúnculo caudal y escamas rectangulares desarticuladas pero asociadas.

**Procedencia geográfica:** Plaza Huincul, "Arroyo Picún Leufú junto al camino que une Zapala con San Martín de los Andes, Neuquén" (Dolgopol de Saez 1939: 428).

**Procedencia geográfica corregida:** Ruta Nacional 40 donde cruza el Arroyo Picún Leufú (39°12'S 70°03'W).

**Procedencia estratigráfica:** Grupo Mendoza, Formación Vaca Muerta. Jurásico superior, Titoniano (Cione y Pereira 1990: 386).

**Procedencia estratigráfica corregida:** en el área del Arroyo Picún Leufú, el intervalo Titoniano - Berriasiano está representado por dos unidades litoestratigráficas marinas del Grupo Mendoza (Stipanovic *et al.* 1968), las formaciones Vaca Muerta (Weaver 1931) y Picún Leufú (Leanza 1973). En esta área la Formación Vaca Muerta es de edad Titoniano Inferior a inferior Medio (Leanza 1973, Armella *et al.* 2007).

La Formación Picún Leufú es Titoniano Medio a Berriasiano Inferior (Leanza 1973, Armella *et al.* 2007). De acuerdo con la litología y el área donde fue colectado este material, se concluye que proviene de la parte inferior de la Formación Picún Leufú (también de edad Titoniano, A. Garrido com. pers.).

### **Comentarios precedentes a la descripción.**

El número, disposición y configuración de los elementos que conforman la aleta caudal de los Aspidorhynchiformes, en especial de los representantes jurásicos, no se conoce muy bien debido principalmente a la pobre e incompleta preservación de los elementos. Sin embargo, recientemente y tras haberse colectado ejemplares muy bien preservados en yacimientos jurásicos de Alemania, se han podido elaborar descripciones más completas que incluyen la detalles de estructuras hasta ese momento desconocidas para este grupo de peces fósiles (véase: Arratia 2008a, 2009, Ebert y Kölbl-Ebert 2010). Estos hallazgos y su estudio han permitido una mejor comprensión de los elementos que componen la aleta caudal de los Aspidorhynchiformes. El estudio de las estructuras que componen el esqueleto caudal así como la aleta caudal (radios principales, fulcros [basales y marginales], escudos) tienen importancia sistemática y su mejor comprensión y diferenciación sería útil en un contexto filogenético.

Con base en estas descripciones (véase: Arratia 2008a, Brito y Ebert 2009) se pudo describir en esta tesis, con el mayor detalle en el que fue posible, la aleta caudal de este pez jurásico lo cual permitió, conjuntamente con caracteres de las escamas, su asignación a la familia Aspidorhynchidae y su posible ubicación dentro del género *Belonostomus*.

Antes de adentrarme en la descripción de los elementos que conforman la aleta caudal de este ejemplar voy a hacer un breve repaso de las distintas configuraciones, hasta ahora conocidas, de las aletas caudales presentes en los distintos géneros incluidos en la familia. En este punto creo importante destacar que, según los distintos autores, existe una diferencia en el modo de cuantificación y delimitación de los elementos que constituyen la aleta caudal de los Aspidorhynchiformes. En este trabajo de tesis se sigue el criterio de Arratia (2008a, 2009).

La aleta caudal de los Aspidorhynchiformes es homocerca, profundamente ahorquillada y sus dimensiones no son muy grandes. Los elementos constituyentes son: escudos, fulcra basal, fulcra marginal (=fringing fulcra), radios procurrentes y radios principales. El número y disposición de estos elementos varía en los distintos géneros.

La aleta caudal de *Belonostomus* y *Vinctifer* tiene ambos lóbulos iguales mientras que *Aspidorhynchus* tiene el lóbulo ventral un poco más largo que el dorsal (entre un 5 y un 15 % más largo). Por otro lado, Brito (1997) menciona que *Belonostomus* tiene la aleta caudal más grande que *Vinctifer* y *Aspidorhynchus*. Sin embargo, mi observación de diferentes ejemplares jurásicos (tanto de *Aspidorhynchus* como de cf. *Belonostomus*), depositados en instituciones extranjeras no me permitieron corroborar tal afirmación.

La aleta caudal de los Aspidorhynchiformes cf. *Belonostomus* recientemente colectados en las calizas litográficas de Ettling, Alemania (p. ej., JM ETT 117, JM ETT 128) poseen el lóbulo dorsal (=epiaxial) compuesto por 14 a 17 radios principales, un escudo bien desarrollado, 5 a 6 fulcras basales y 1 o 2 radios procurrentes. El lóbulo ventral (= hipoaxial) está compuesto por 4 fulcras basales y 0 o 1 radio procurrente. Ambos lóbulos de la aleta caudal tienen fulcra marginal distribuida sobre los primeros fulcros basales y sobre los radios principales que delinean el borde de la aleta caudal.

Por otro lado, la aleta caudal de *Belonostomus* tiene el lóbulo ventral constituido por 3 fulcros basales (=radios no segmentados de Brito), 4 radios procurrentes (=radios segmentados de Brito), el cuarto alcanzando la longitud máxima del lóbulo y 7 radios principales ramificados (=radios ramificados de Brito). El lóbulo dorsal está constituido por 3 fulcros basales (=radios no segmentados de Brito), 3-4 radios procurrentes (=radios segmentados de Brito) y 7 radios principales (=ramificados de Brito). Posteriormente, Arratia (2008a) describió en detalle el esqueleto caudal y aleta caudal de *B. tenuirostris* (JM SOS 2844), estableciendo que el lóbulo dorsal de la aleta caudal está compuesto por: 1 escudo dorsal delgado y no muy largo, 6 fulcras basales epiaxiales (con los extremos distales expandidos), 1 fulcro marginal elongado, 1 radio principal no ramificado pero segmentado y 7 radios principales ramificados y segmentados. El lóbulo ventral está compuesto por 1, 2 o 3 escudos, 3 fulcros basales hipoaxiales, 1 fulcro marginal accesorio, 2 radios procurrentes, 1 radio principal segmentado pero no ramificado y 6 radios principales segmentados y ramificados.

La aleta caudal de *Vinctifer* fue descrita por Brito (1997) como sigue: aleta caudal pequeña, profundamente ahorquillada, con ambos lóbulos iguales. El

lóbulo dorsal está compuesto por 3 fulcras basales (=radios cortos no segmentados de Brito), 9 radios principales (ramificados y segmentados).

La aleta caudal de *Aspidorhynchus* fue descrita también por Brito (1997) de la siguiente manera: aleta caudal con el lóbulo ventral un poco más largo que el dorsal. Lóbulo dorsal compuesto por 3 fulcras basales (=radios cortos no segmentados de Brito), 4 radios procurrentes (=radios segmentados de Brito) y 8-9 radios principales ramificados y segmentados. Lóbulo ventral compuesto por 4 fulcras basales (=radios no segmentados de Brito), 4-5 radios procurrentes (=segmentado de Brito) y 9-11 radios principales ramificados y segmentados. Recientemente, Arratia (2008a) describió la aleta caudal de un ejemplar que fue posteriormente asignado a *A. sanzenbacheri* (JM ETT 2) por Brito y Ebert (2009). En este ejemplar la aleta caudal, de tipo homocerca tiene el lóbulo dorsal compuesto por: 1 escudo, 8 fulcros basales, 1 radio procurrente, 1 radio principal segmentado y no ramificado y 7 radios principales segmentados y ramificados. El lóbulo ventral está compuesto por: 1 escudo, 5 fulcros basales, 2 radios procurrentes, un radio principal segmentado y no ramificado y 8 radios principales segmentados y ramificados (véase: Arratia 2008a p. 76 a 78).

La descripción del hotolipo de "*Pholidophorus argentinus*" fue realizada analizando el material original y mediante dos moldes de caucho del holotipo (no numerados y pertenecientes al laboratorio de paleoictiología del Museo de La Plata).

#### 4.5.3 Descripción

El material consta de una aleta caudal, parte del pedúnculo caudal y escamas desarticuladas pero asociadas de un pez. La mayor parte de los elementos constituyentes se encuentran preservados como una impresión. A grandes rasgos se puede mencionar que, tal y como fuera mencionado por Cione y Pereira (1990 p. 388) se trata de una aleta de tipo heterocerca abreviada profundamente ahorquillada y pequeña. Ambos lóbulos (dorsal y ventral) tienen el mismo tamaño. Los extremos más distales de los radios están incompletamente preservados.

*Radios caudales principales [RP]*: como fuera mencionado en el capítulo 2 de esta tesis se sigue el criterio establecido por Arratia (2008a p. 60) para la



delimitación y enumeración de los radios caudales principales esto es: “*los radios caudales principales incluyen todos los radios segmentados y ramificados más un radio segmentado pero no ramificado del lóbulo dorsal y ventral*”. Los radios caudales principales del ejemplar aquí descripto presentan los extremos distales o bien rotos o bien ausentes, asimismo algunos segmentos están desplazados de su posición original. La aleta caudal consta de 17 radios principales que exhiben un patrón de segmentación recto. En los radios que están ramificados, la ramificación es levemente asimétrica. No fue posible determinar si el primer radio principal es más largo, igual o más corto que el segundo radio principal debido a que los extremos de los radios están incompletamente preservados.

*Radios procurrentes (=precurrentes) [pro]:* Los radios procurrentes fueron comúnmente citados como radios simples, accesorios o supernumerarios, comúnmente se reconocen o identifican como radios no ramificados, también han sido llamados radios rudimentarios (ver: Grande y Bemis 1998, **rtf** en sus figuras). Los radios procurrentes han recibido poca atención porque son difíciles de contar. Sin embargo, en ocasiones han sido utilizados como carácter taxonómico (para información más detallada véase: Arratia 2008a p. 54 y la bibliografía allí citada).

El estudio de los radios procurrentes en los peces fósiles es bastante complejo debido a que en ejemplares juveniles pueden confundirse fácilmente con las fulcras basales o con el primer radio caudal principal, corto. Además, debido a temas netamente relacionados con la preservación, es habitual encontrarse con serias dificultades al intentar identificar estos elementos.

En el holotipo de “*Ph. argentinus*” se pudo contar 1 radio procurrente en el lóbulo dorsal, compuesto por 2 segmentos. La fulcra basal epiaxial cubre el primer segmento y parte del segundo segmento del primer radio procurrente.

El lóbulo ventral está compuesto por al menos 3 (quizás 4) radios procurrentes que como en el lóbulo dorsal se desarrollan desde el sector rostral al caudal.

*Fulcro basal [Fb]:* se definen aquí siguiendo el criterio establecido por Arratia (2008a p. 71) esto es “elementos largos, lateralmente expandidos, estructuras [scale-like] pares o impares que preceden las bases de las aletas pares e impares dependiendo del subgrupo de actinoptergios al cual se haga



referencia". El lóbulo dorsal de la aleta caudal presenta al menos 7 fulcros basales, la condición par o impar de estos elementos se desconoce. Cada fulcro solapa ampliamente al siguiente, los extremos distales de los fulcros tienen forma de punta de flecha. El fulcro basal más posterior es seguido por el primer radio, interpretado aquí como procurrente (de base larga y segmentado).

El lóbulo ventral de la aleta caudal presenta 3 fulcros basales, cada uno de los fulcros individuales cubre al inmediatamente inferior tanto dorsal como lateralmente. El primer fulcro basal es un elemento par y se asume que el resto de los fulcros tiene la misma condición. Todos los fulcros tienen el extremo terminal en punta de flecha.

*Fulcro marginal [fm]*: se define aquí como: "estructura pare asociada con los radios que conforman el borde de las aletas pares o impares, pudiendo ser estructuras ensanchadas, con forma de espina (espinescente), lanceoladas o con forma de flecha. Pueden estar formadas por: a) el segmento terminal ensanchado o expandido de un radio marginal que se ramifica repetidamente, b) una serie de pequeños elementos en la superficie marginal del radio que conforma el borde de la aleta, desarrollándose desde el sector rostral al caudal o c) una combinación de los anteriores" (Arratia 2008a p. 72).

Los fulcros marginales (=fringing fulcra) epiaxial presentes en "*Ph. argentinus*" son delicados, espinescentes. Se dispone como sigue: un delicado fulcro marginal en extremo terminal del fulcro basal epiaxial más posterior y el radio procurrente, un pequeño fulcro marginal en el extremo terminal del radio procurrente, este último fulcro es seguido por al menos 5 fulcros marginales lanceolados que se disponen sobre el radio principal que conforma el borde del lóbulo dorsal de la aleta caudal.

En el lóbulo ventral de la aleta caudal la fulcra marginal hipoaxial se dispone como sigue: un fulcro marginal ventral ubicado entre el extremo terminal del fulcro basal hipoaxial mas posterior y el primer radio procurrente, este elemento es seguido por al menos 3 fulcros marginales hipoaxiales fusiformes y/o lanceoladas ubicadas sobre el margen del radio principal que conforma el borde ventral del lóbulo ventral de la aleta caudal.

*Escamas asociadas [sc]*: las escamas asociadas a la aleta y pedúnculo caudal se disponen cubriendo la base de los radios en ambos lóbulos aunque esto

es mucho más marcado en el lóbulo dorsal, estas escamas son en su mayoría lisas, aunque algunas presentan una o más costillas bien desarrolladas. Las escamas dorsales y ventrales son rómbicas y decrecen en tamaño hacia el extremo distal del pedúnculo caudal tornándose más cuadradas. Los bordes dorsal y ventral del pedúnculo caudal presentan unas pocas hileras de escamas pequeñas, rómbicas con al menos dos quillas longitudinales. Lamentablemente, debido al pobre estado de preservación del material, fue imposible determinar cuántas hileras de escamas presenta tanto en el borde dorsal como en el ventral.

Numerosas escamas rectangulares más altas que anchas (aproximadamente el doble de altas que anchas) se encuentran desarticuladas pero asociadas al esqueleto caudal. Estas escamas son interpretadas aquí como escamas de los flancos del pez. Al igual que en *Belonostomus* nov. sp. A, presentan una costilla media que divide la escama en dos mitades más o menos iguales. No ha sido posible determinar si existen dentículos en el campo posterior de la escama.

#### 4.5.3.1 Discusión y Comentarios

Como consecuencia del hallazgo y descripción de nuevos ejemplares para el Jurásico de Europa (véase por ejemplo: Arratia 2008a p. 78 f. 19), así como también a causa de los Aspidorhynchiformes: cf. *Belonostomus* recientemente hallados provenientes de las calizas litográficas de Ettling, Alemania (p. ej., JM ETT 128, JM ETT 49a), hasta el momento no descritos, se ha avanzado mucho en la comprensión de las estructuras que componen la aleta caudal de los Aspidorhynchiformes jurásicos.

Contrariamente, en Argentina el registro de aletas caudales de este grupo de peces sólo puede remitirse a este único ejemplar el cual, a diferencia de los ejemplares europeos, no se encuentra tan bien preservado. Sin embargo, mediante el uso del material original y dos moldes de caucho (no numerados) y por comparación con las formas alemanas se ha podido realizar una descripción detallada. Siendo está la primera descripción de una aleta caudal de un pez aspidorrinquiniforme de Argentina.

La descripción original de este material estuvo a cargo de la Dra. Matilde Dolgopol de Saez (1939) quien lo asignó al género *Pholidophorus* por presentar la

siguiente combinación de caracteres: aleta caudal homocerca, 31 radios caudales, distancia entre ambos lóbulos de 24,4 mm y presencia de radios segmentados en ambos lóbulos. Posteriormente, Cione y Pereira (1990) reestudiaron el material y concluyeron que no existían caracteres diagnósticos como para reconocer la especie, ni siquiera como para que fuera considerado un miembro del género *Pholidophorus*. Hacen notar también que, a diferencia de lo que fuera postulado por Dolgopol de Saez (1939), no hay centros vertebrales expuestos y sólo puede suponerse su posición por la disposición de las escamas en esa zona del pedúnculo caudal. Cione y Pereira (1990) consideran que el ejemplar MLP 39-VI-30-4 es un *nomen vanum* (*sensu* Mones 1989) y lo designan como Halecostomi indeterminado.

En la presente tesis se establece que el material tipo MLP 39-VI-30-4 corresponde a un pez Aspidorhynchiforme por presentar la siguiente combinación de caracteres compartidos con otros miembros del orden: presencia de escamas rectangulares más altas que anchas, con quilla longitudinal bien desarrollada que divide a la escama en dos sectores de los cuales el anterior está más desarrollado que el posterior; presencia de más de una hilera de escamas pequeñas rómbicas u ovaladas ubicadas en el sector dorsal y ventral del cuerpo, estas escamas están ornamentadas con varias quillas longitudinales; presencia de 1 radio procurrente (=precurrente) en el lóbulo dorsal (=epiaxial) y 3-4 radios procurrentes (=precurrentes) en el lóbulo ventral (=hipoaxial); presencia de fulcras basales elongadas que se solapan ampliamente; presencia de fulcra marginal tipo C (*sensu* Arratia 2009) distribuida entre el último fulcro basal y el primer radio procurrente, como así también sobre el margen del segundo radio procurrente y los radios principales que definen el borde de los lóbulos dorsal y ventral de la aleta caudal.

Por otro lado, la ornamentación de las escamas asociadas a la aleta caudal (i.e., escamas con una quilla media que las divide en dos mitades iguales o sub-iguales), están presentes también en los nuevos Aspidorynchiformes cf. *Belonostomus* hallados en las calizas litográficas de Ettling, Alemania (p. ej., JM ETT 117, JM ETT 49a, JM ETT 128 entre otros) (Figura 4.77). Además, el patrón, número y disposición de la fulcra basal y fulcra marginal es similar al que se

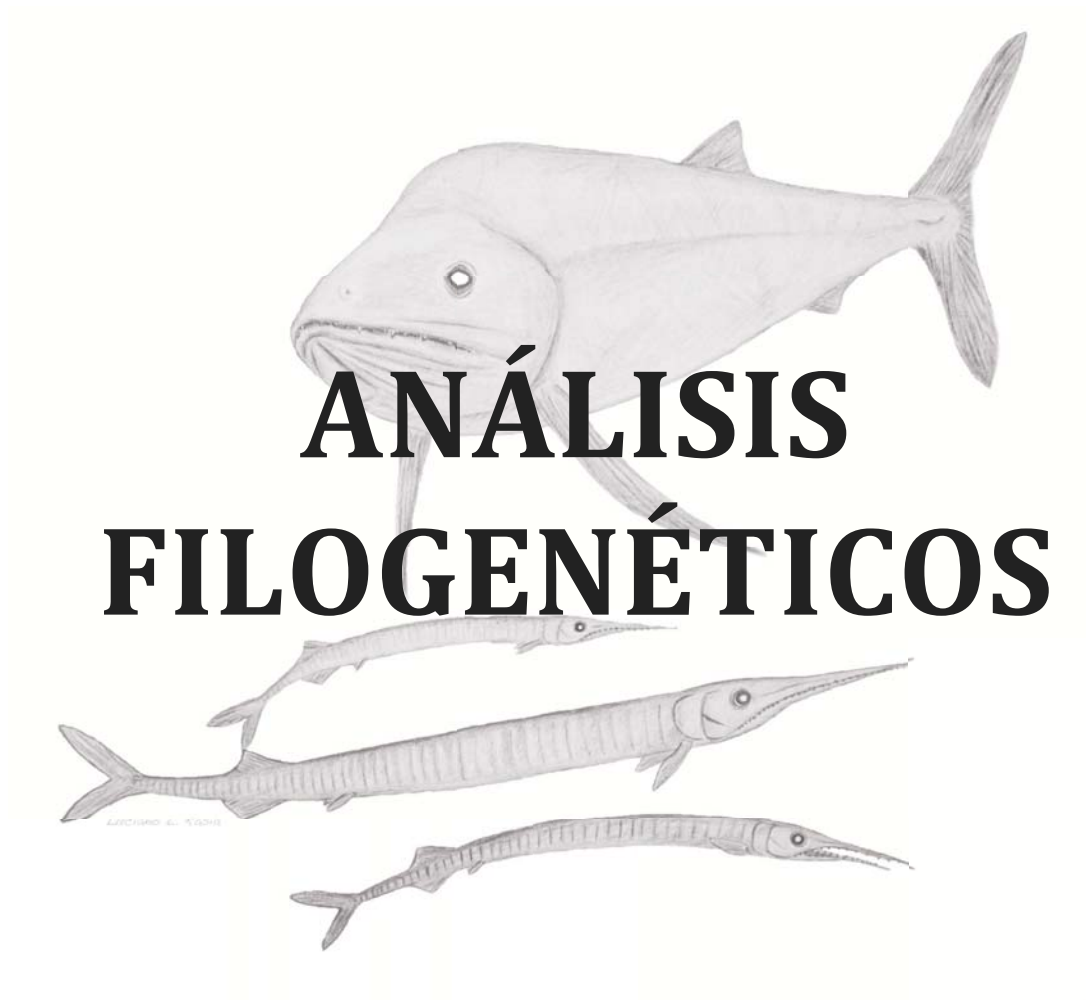
observa tanto en Aspidorynchiformes cf. *Belonostomus* como en *A. sanzenbacheri* (JM ETT 1, JM ETT 2, JM ETT 84, JM ETT 85, JM ETT 88).

De este modo, el ejemplar no exhibe caracteres diagnósticos, conocidos hasta la fecha, que permitan su asignación, con total seguridad, a nivel genérico con lo cual se lo asigna formalmente como Aspidorynchiformes: Aspidorhynchidae indet. (Gouiric Cavalli y Cione en prensa).

---

## Capítulo 5

---



"La huida no ha llevado a nadie a ningún sitio" - Saint-Exupéry

"Nothing in life is to be feared, it is only to be understood. Now is the time to understand more, so that we may fear less." - Marie Curie

### 5.1. Introducción y Antecedentes

Los Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes son representantes de la gran radiación de peces que ocurrió en el Jurásico y a pesar de que han sido intensamente estudiados, su posición filogenética es, aún hoy, objeto de debate por parte de los investigadores. La comprensión anatómica de ambos grupos, en el mayor grado de detalle posible, es de suma importancia para entender su posición filogenética. La mayor parte de los estudios sobre ambos grupos están hechos con materiales bien a muy bien preservados con lo cual hay numerosos caracteres que no pueden ser codificados en materiales con un grado más pobre de preservación (incompletos, completamente desarticulados, etc).

Tradicionalmente Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes fueron considerados holósteos (Woodward 1919, Romer 1945, Gardiner 1960, Wenz 1968, entre otros). Romer (1945), los consideró como una familia dentro de Amioidea. Gardiner (1960), mantuvo la posición de los Pachycormiformes dentro de Amioidea, hipotetizando que tanto Pachycormidae, Furidae y Amiidae se habrían originado de los Parasemionotidae. Wenz (1968) separa los Amiidae de los Pachycormidae y a éstos de los Parasemionotidae (véase: Wenz 1968 p. 257). Aunque menciona algunas “*ressemblances indéniables*” (similitudes innegables) entre Pachycormiformes y Amiiformes (por ejemplo: número y extensión de los infraorbitales, presencia de dos grandes placas suborbitales, reducción de los parietales [de la antigua terminología] y disposición del hiomandibular), remarcando que algunas de estas diferencias están ampliamente distribuidas entre los holósteos a excepción del número de suborbitales. Wenz (1968) vincula el origen de los paucicórmidos con los Paleonisciformes por la presencia en los primeros de varios caracteres primitivos (postrostral separando los nasales, abertura mandibular muy amplia, proceso coronoide ausente, infraorbitales pequeños).

Woodward (1918) mencionó la presencia de un pequeño simpléctico tipo-*Amia* (“*Amia-type*”) en *Aspidorhynchus fisheri* Egerton, el cual aparentemente no estaría articulando con la mandíbula inferior. Sin embargo, en la hipótesis filogenética de Patterson (1973) los aspidorrínquidos están formando parte de

los Teleostei. Los caracteres que menciona para sustentar su hipótesis son: 1)- presencia de uroneurales y 2) presencia de un cordacentro anular en las vértebras, mencionando además que la condición del premaxilar (fijo o móvil) y la relación del cuadrado y simpléctico entre sí y con la mandíbula inferior permanecen desconocidas.

La hipótesis filogenética de Patterson (1973) relaciona a paquicórmidos y aspidorrínquidos con Teleostei, ubicándolos en la base del árbol, como un grupo de peces halecóstomos (conjuntamente con “folidoforiformes”). Mencionando que los paquicórmidos no presentan caracteres que permitan relacionarlos con los catúridos y ámidos pero sí con los teleósteos. Esta justificación la basa en los siguientes caracteres: 1) premaxilar lateral y móvil con una porción media portadora de dientes, 2) simpléctico que termina ciego en el cuadrado es decir que no articula con la mandíbula inferior, 3) arcos neurales modificados como uroneurales de tipo peculiar y 4) presencia de siete epurales (Patterson 1973 p. 276). Sin embargo, estos caracteres así como todos los caracteres considerados sinapomórficos para Teleostei han sido puestos en duda en numerosas oportunidades y se ha visto, en base a nueva evidencia, que no son válidos (véase por ejemplo: Brito 1997, Arratia 1999, Arratia y Lambers 1996, más abajo).

La hipótesis filogenética de Brito (1997) ubica a los aspidorrínquidos como un taxón dentro de Teleostei por presentar un carácter que el autor considera una “sinapomorfía incuestionable”: la presencia de arcos neurales modificados como uroneurales. Sin embargo, este carácter ha sido cuestionado (p. ej., Arratia 1999, 2004, más abajo en esta tesis). Sin embargo, Brito (1999), en un estudio de las estructuras que componen el esqueleto caudal de los aspidorrínquidos observó que en *Belonostomus* el primer “uroneural” se originaría de centros vertebrales preurales, no siendo homólogo de los uroneurales presentes en los teleósteos, y considera este carácter como una sinapomorfía del género. Sin embargo, mi interpretación de estos elementos en varios aspidorrínquidos alemanes examinados me conduce a pensar que no sólo *Belonostomus* posee elementos que son modificaciones de arcos neurales de vértebras preurales (= “uroneurales”) y que, consecuentemente, no sería este un

carácter exclusivo de *Belonostomus* (véase: Capítulo 4 y las ilustraciones correspondientes en el Tomo II).

Patterson (1973) introdujo cambios radicales al proponer una clasificación para los Actinopterygios, dejando a Holostei en desuso y proponiendo una nueva clasificación para los neopterigios: División Ginglymodi (p. ej. Lepisostéidos) y División Halecostomi donde incluía a Halecomorphi (p. ej. ámidos, catúridos) y a Teleostei (incluyendo a paquicórmidos y aspidorrínquidos). Sin embargo, estudios recientes tanto moleculares como morfológicos proponen que Holostei es un grupo monofilético (p. ej. Grande 2010, Hurley *et al.* 2007). Asimismo, los lepisosteiformes representarían el grupo hermano de los amiiformes (p. ej. Grande 2010) con lo que la División Halecostomi ha sido abandonada y otros grupos como Ginglymodi, Halecomorphi y Semionotidae han sido reunidas dentro de Holostei.

Los Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes fueron considerados teleósteos basales por varios autores (véase por ejemplo: Patterson 1973, Mainwaring 1978, Lambers 1992, Lauder y Liem 1983). Los Pachycormiformes han sido considerados teleósteos basales por Kear (2007), Friedman *et al.* (2010), Friedman (2012a, 2013), Lindkvist (2012). Sin embargo, sus hipótesis filogenéticas han sido basadas en hipótesis previas por ejemplo, la hipótesis de Kear (2007) está basada en el set de datos de Lambers (1988, 1992) quien a su vez se basó en el set de datos de Mainwaring (1978). Friedman *et al.* (2010) basó su análisis tomando como base datos de Patterson (1973, 1977, 1982), Patterson y Rosen (1977), Mainwaring (1978), Gardiner y Schaeffer (1989), Olsen y Mccune (1991), Lambers (1992), Gardiner *et al.* (1996), Coates (1999), Lund (2000), Cavin y Suteethorn (2006), Hurley *Et Al.* (2007), Liston (2006), y Arratia (1999). El análisis de Friedman (2012a) está basado en los datos de Friedman *et al.* (2010) tomando también algunos caracteres de Grande (2010).

Contrariamente, otras hipótesis filogenéticas, por ejemplo la de Brito (1997) no muestra a los Pachycormiformes como teleósteos (véase: Brito 1997 figs. 56 – 57). Sin embargo, Brito (1997) ubica a los Aspidorhynchiformes como grupo hermano de los Teleósteos (véase: Brito 1997 fig. 57 nodo 5). Las hipótesis filogenéticas de Arratia (1999, 2000, 2004), muestran a ambos grupos



(Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes) en una posición basal a los Teleostei como su *stem-group*. Arratia (2001 p. 271) menciona que los aspidorrínquidos jurásicos y paquicórmidos podrían ser candidatos, conjuntamente con otras formas, de un grupo más inclusivo los Teleosteomorpha (que incluiría a los grupos troncales o *stem-group* de teleósteos + Teleostei [fósiles y vivientes]).

Numerosos estudios morfológicos (p. ej., Arratia 1996, 1999, Arratia y Lambers 1996, Brito 1997, 1999) pusieron en duda la validez de los caracteres sinapomórficos propuestos por Patterson (1977) para los teleósteos, a saber:

- 1) *Arcos neurales urales modificados como uroneurales*: los paquicórmidos no poseen uroneurales homólogos a los de teleósteos. Las estructuras presentes en los paquicórmidos son impares y surgen por modificación de los arcos neurales de vértebras preurales. Los aspidorrínquidos presentan ambos elementos.
- 2) *Premaxilar móvil y pequeño ubicado lateralmente al rostral*: el premaxilar de los paquicórmidos se encuentra en íntima relación con el rostrdemoetmoides y su movimiento, si existió, habría sido muy limitado. Los aspidorrínquidos poseen un premaxilar inmóvil.
- 3) *Forámen de la carótida interna contenido en el paraesfenoides*: este carácter es desconocido para la mayoría de los paquicórmidos. En los aspidorrínquidos el forámen de la carótida interna no está contenido en el paraesfenoides sino que se ubica en una muesca formada por este hueso y el prooótico (Brito 1992, 1997)
- 4) *Propterigio de la aleta pectoral fusionado al primer radio*: el propterigio está libre en los paquicórmidos (Arratia y Lambers 1996) y en los aspidorrínquidos.
- 5) *Siete epurales*: los paquicórmidos y aspidorrínquidos tienen menos de siete “epurales” (Arratia y Lambers 1996).

Como se vio en capítulos anteriores (C. 1 y 4 fundamentalmente), los Pachycormiformes representan un grupo de actinopterigios mesozoicos escasamente conocido desde el punto de vista morfológico, hecho que se debe en mayor medida al pobre y/o incompleto estado de preservación de los ejemplares (Arratia 2004). Contrariamente, los Aspidorhynchiformes son relativamente

mejor conocidos, especialmente las formas provenientes del Cretácico de Brasil (Formación Santana). Sin embargo, los taxones jurásicos no están tan bien conocidos, hecho que se debe a que muchos de sus representantes se encuentran incompletos o a que la preservación de ellos no es lo suficientemente buena, lo que no ha permitido estudios anatómicos amplios y detallados. Actualmente debido a que se han colectado nuevos y muy bien preservados ejemplares, se ha avanzado mucho en su conocimiento, especialmente en lo referente a las estructuras que componen las aletas (Arratia 2008a, 2009).

Morfológicamente Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes constituyen grupos muy característicos y distintivos. La monofilia de cada taxón está sustentada fuertemente (véase por ejemplo: Lambers 1992, Brito 1997, Liston 2006). El estudio de las interrelaciones de los miembros de ambos grupos ha dado origen a varias publicaciones (véase: Lambers 1988, 1992, Liston 2006, Kear 2007, Friedman *et al.* 2010, Friedman 2012a, Lindkvist 2012). Se definieron nuevos géneros y especies de paquicórmidos edéntulos (Liston 2006, 2008, Friedman *et al.* 2010), se confirmó la pertenencia de *Ohmdenia multidentata* Hauff al Orden Pachycormiformes y como grupo hermano del clado de los paquicórmidos edéntulos (Friedman 2012a). Sin embargo la hipótesis filogenética que aquí se presenta no apoya la hipótesis de Friedman (2012a).

El mayor y más completo estudio sobre Aspidorhynchiformes fue llevado a cabo por Brito (1997), en este análisis se exploraron las relaciones entre los miembros del grupo y se redefinieron especies. En 2004 Bartholomai reestudió a *Vinctifer sweeti* concluyendo que la especie representa un género diferente al cual llamó *Richmondichthys*. Recientemente, Brito y Ebert (2009) definieron una nueva especie, *Aspidorhynchus sanzenbacheri* para el Jurásico de Ettling.

A pesar de estos importantes avances aún falta un estudio mucho más detallado de los paquicórmidos. No se han estudiado en detalle las formas provenientes de p. ej., Holzmaden, Luxemburgo y México, las cuales ayudarían a comprender con mayor precisión, la evolución y posición filogenética de estos dos grupos de peces.

En el presente capítulo se procederá al análisis filogenético de los Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes. El análisis se hizo teniendo en cuenta

la matriz de datos recientemente publicada por Friedman (2012a), la cual está basada en la matriz de datos de Friedman *et al.* (2010) quienes construyeron un set de datos compilado de la siguiente bibliografía: Patterson (1973, 1977, 1982), Patterson y Rosen (1977), Mainwaring (1978), Gardiner y Schaeffer (1989), Olsen y McCune (1991), Lambers (1992), Gardiner *et al.* (1996), Arratia (1999), Coates (1999), Lund (2000), Cavin y Suteethorn (2006), Hurley *et al.* (2007) y Liston (2006).

La matriz de datos de Friedman (2012a) contiene 29 taxones (15 corresponden a paquicórmidos) y 121 caracteres (gran parte de los cuales están codificados como [?] para la mayoría de los paquicórmidos). De la matriz original de Friedman (2012a) se desprende que la información morfológica referente a los paquicórmidos es muy incompleta (por ejemplo los caracteres: 79 - 93, 100 - 101, 107, 110 - 111 están codificados con un signo de pregunta (entrada faltante) para 9 o 14 de los 15 paquicórmidos incluidos. Incluso algunos caracteres no presentan información para ningún paquicórmido utilizado en el análisis (caracteres 7, 12, 15, 23, 58, 99).

Por otro lado, *Pachycormus* spp. parece ser el taxón mejor conocido, presentando sólo 4 entradas faltantes, el 3% de los caracteres totales utilizados en la matriz; seguido por *Orthocormus* spp. con 62%, *Hypsocormus insignis* con 54% y *Bonnerichthys gladius* con un 53% de entradas faltantes. Sin embargo otras formas como por ejemplo: *Australopachycormus hurleyi* (con un 78% de entradas faltantes), *Rhinconichthys taylori* (73%), *Asthenocormus titanius* (70%) y *Leedsichthys problematicus* (83%) están pobremente conocidas. La matriz de Friedman (2012a) muestra que la mayor información proviene del postcráneo y hay muy poca información en lo que a cráneo, especialmente neurocráneo se refiere.

Con base en la matriz de Friedman (2012a) se construyó una nueva matriz (consúltese Capítulo 2 sección 2.7.1.) que fue utilizada en el presente análisis filogenético. Para evaluar las interrelaciones de los Pachycormiformes se tomaron como base los estudios de Mainwaring (1978), Lambers (1988, 1992), Liston (2006), Friedman *et al.* (2010) y Friedman (2012a). En el análisis de los Aspidorhynchiformes se tomó como base los caracteres tenidos en cuenta en el

estudio llevado a cabo por Brito (1997). Asimismo se analizaron ambos grupos en el contexto mayor de los neopterigios para intentar aclarar su posición filogenética. Este último análisis se llevó a cabo utilizando el trabajo de Friedman *et al.* (2012a) y se incorporaron caracteres tenidos en cuenta por Arratia (2008b), Grande (2010) y López-Arbarello (2012) (consultar Capítulo 2 sección 2.7.1).

A continuación se brinda un análisis histórico de los Holostei y “Halecostomi” para ilustrar sobre los cambios que ha habido respecto de la posición filogenética de los paquicórmidos y aspidorrínquidos a lo largo de los años y las hipótesis filogenéticas a contrastar.

### **“Halecostomi”**

En 1960, Gardiner en su trabajo “*A revision of certain actinopterygians and coelacanth fishes*” presentó un esquema de las relaciones filogenéticas de los actinopterigios (Figura 5.1). Gardiner sugirió que los Holostei no conformarían un grupo natural, en su hipótesis el grupo incluía varias familias derivadas de, según él, diferentes grupos de peces paleoniscoideos. Mencionó que las distintas familias tenían caracteres compartidos pero que dichos caracteres fueron adquiridos independientemente (convergencia). Entre los caracteres figuran la constitución de los huesos de la mejilla, del aparato opercular, la forma y constitución de las aletas y del esqueleto apendicular y la reducción de la aleta caudal heterocerca. Consideró que los Holostei representarían más bien un grado que un grupo monofilético.

Las ideas de Gardiner provienen de ideas previas de Westoll (1944) quien menciona que los caracteres de Holostei fueron adquiridos independientemente y responden fenómenos adaptativos. En la hipótesis filogenética de Gardiner (1960) los Aspidorhynchiformes aparecen como derivados de un ancestro que posiblemente estaría incluido en la familia Parasemionotidae. Por otro lado, los Pachycormiformes derivarían de un ancestro posiblemente incluido dentro de los Furidae (Gardiner 1960 p. 369 fig. 79; Figura 5.1 esta tesis). Por otro lado, los Teleostei son considerados un grupo monofilético.

Gardiner (1960) propone una agrupación de las familias incluidas dentro de Holostei en cinco grupos a saber:

Grupo I: <b>Amioidea</b> Furidae Amiidae Macrosemiidae Pachycormidae Promecosominidae Paracentrophoridae	Grupoll: <b>Pholidophoroidea</b> Pholidophoridae Leptolepidae Oligopleuridae Pleuropholidae Archaeonaemidae Protelopidae	Grupolll: <b>Aspidorhynchoidea</b> Aspidorhynchidae
GrupoIV: <b>Semionotoidea</b> Semionotidae Lepidosteidae	Grupo V: <b>Pycnodontoidea</b> Pycnodontidae	

Posteriormente, Gardiner 1967 propuso un nuevo esquema de relaciones filogenéticas donde, según fuera analizado posteriormente por Patterson (1973), Holostei y Chondrostei aparecen como grados. En esta nueva hipótesis, Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes se encuentran dentro del grado Holostei, los Pachycormiformes están directamente vinculados a los Caturidae de los cuales descenderían. Los Aspidorhynchiformes derivarían de un ancestro folidofórico (Figura 5.2). En este trabajo, Gardiner sostiene que tanto los halecóstomos como los amiformes habrían surgido de un ancestro parasemionotiforme. Además de exhibir diferencias morfológicas en el esqueleto caudal, los halecóstomos se diferencian de los holósteos por la morfología y tamaño del preopérculo y la relación de éste con los suborbitales y los otros huesos de la serie opercular.

Patterson (1973), amplió el uso del término Halecostomi y sugirió que el grado Holostei debía ser eliminado como rango formal por ser un grupo parafilético y los peces involucrados en él deberían separarse en dos Divisiones (Ginglymodi [*Lepisosteus* y sus descendientes] y Halecostomi). La División Halecostomi agrupando a la Subdivisión Halecomorphi (ámidos, catúridos y parasemionótidos) y a la Subdivisión Teleostei (paquicórmidos,

aspidorrínquidos, pleurofólidos, ictiokentémidos, catervariólidos, folidofóridos y los “verdaderos” o “clásicos” teleósteos). Los Pycnodontiformes fueron ubicados como *Neopterygii incertae sedis*.

Los caracteres sinapomórficos propuestos por Patterson (1973) y que soportarían la monofilia de Halecostomi son: presencia de maxilar móvil, presencia de interopérculo, epibranquiales con proceso uncinado y espinas neurales medias. El carácter distintivo de los Halecomorphi es la presencia de una doble articulación mandibular en la cual interviene, además del cuadrado, el simpléctico. Para Teleostei propuso como caracteres sinapomórficos la presencia de un premaxilar móvil con dientes en formas primitivas, el cual es incorporado al rostro y el desarrollo de uroneurales en el esqueleto caudal.

Posteriormente, Patterson y Rosen (1977) agregaron dos caracteres más al soporte filogenético de los Halecostomi (i.e., presencia de un supramaxilar y pérdida o fusión del cuadradoyugal con el cuadrado). De igual manera, adicionaron caracteres a la definición de Teleostei (i.e., presencia de placas basibranquiales dentadas).

A partir de estos trabajos, las investigaciones se centraron más en la búsqueda y soporte de los Halecostomi como grupo monofilético considerándose que Holostei era un grupo parafilético. Con el advenimiento de la filogenia molecular surgió un nuevo interrogante ya que los datos moleculares avalaban la monofilia de Holostei (p. ej., Near y Masaki-Miya 2009) y no soportaban a los Halecostomi como un grupo monofilético. Así, los datos morfológicos y moleculares entraron en conflicto.

Recientemente, Grande (2010) evaluó todos los trabajos filogenéticos en los cuales se consideraban a los Halecostomi como grupo monofilético (i.e., Patterson 1973; Schaeffer y Patterson 1984; Wiley 1976; Lauder y Liem 1983 y Gardiner *et al.* 1996), concluyendo que todos los caracteres utilizados para tal fin no serían correctos, estarían mal interpretados, mal formulados o bien su aplicación e interpretación sería difícil o confusa. De este modo Grande (2010), analizó y estableció un conjunto de caracteres morfológicos de cuyo análisis filogenético posterior surge, inesperadamente, soporte para la monofilia de Holostei como fuera planteado en los estudios moleculares.

## Holostei

El término Holostei fue acuñado por Müller (1844) para agrupar a los representantes vivientes de las familias Lepisosteidae y Polypteridae. Un año más tarde, Müller (1845) amplió el término e incluyó a los representantes de la familia Amiidae. En 1861, Huxley ubicó a Polypteridae dentro de Crossopterygii.

Desde la década de 1940 y hasta la de 1960 se ha discutido intensamente sobre la posición taxonómica de los distintos integrantes del clado Holostei y se ha comenzado a analizar la validez taxonómica de los Holostei como grupo monofilético o parafilético (véase: Berg 1940, Rayner 1941, Gardiner 1960, Lehman 1966 entre otros). En la década del 60 hubo dos trabajos que intentaron establecer la posición taxonómica de los grupos, Gardiner (1960) y Lehman (1966). Las clasificaciones que se presentaban en ambos trabajos son bastante similares, variando en la posición de algunos grupos como los Pachycormiformes, Lepisosteidae y Leptolepididae (para mayor información véase: Arratia 2004 p. 280). Lehman (1966) estableció algunos caracteres para definir a los holósteos: presencia de supramaxilar, suspensorio de posición vertical y presencia de pocos lepidotricos en las aletas.

Recientemente, Grande (2010) reestableció el uso del término Holostei como una división de la Infraclass Neopterygii (véase más arriba). La División Holostei incluye a la Subdivisión Ginglymodi y Halecomorphi. En el estudio de Grande (2010) los Halecostomi (*sensu* Patterson 1973), no conformarían un grupo monofilético tal como fuera establecido anteriormente. Asimismo, Grande (2010) mencionó que la adquisición de la doble articulación de los halecomorfos (*versus* articulación simple en los no-halecomorfos), es una condición derivada dentro de los actinopterygios.

## Teleostea

Durante años se han planteado numerosas hipótesis acerca de la monofilia de los Teleostei basadas en caracteres sinapomórficos. Sin embargo, el grupo hermano de los Teleostei no está claramente establecido. Entre los posibles grupos hermanos se encuentran los Amiiformes, Lepisosteiformes, taxones completamente extintos como *Dapedium*, Pycnodontiformes, Pachycormiformes

y Aspidorhynchiformes (véase: Arratia 1999, 2001, 2004 y Figura 5.3). Sin embargo, la posición de estos grupos en los cladogramas cambia dependiendo del grupo externo utilizado en el análisis. Arratia (2001) propuso restringir el uso del término Teleostei para aquellas formas vivientes y fósiles basadas exclusivamente en caracteres apomórficos. Este grupo incluye a los teleósteos basales fósiles y a los Teleocephala (grupo corona). La monofilia de Teleostei está soportada por un único carácter derivado y numerosos caracteres homoplásicos derivados.

Arratia (2001) propuso el uso del término Teleosteomorpha para incluir a las formas más basales o *stem-group* de teleósteos y a los Teleostei (formas fósiles y vivientes) excluyendo a los Halecomorphi (*Amia* y formas afines) y Ginglymodi (*Lepisosteus* y formas afines). La composición de este gran grupo permanece siendo objeto de debate debido principalmente a que muchas de las formas que componen el *stem-group* permanecen aún siendo poco conocidas. Entre los posibles candidatos de este gran grupo se encuentran los aspidorrínquidos y paquicórmidos (Arratia 2001).

### **Teleostei**

Los Teleostei constituyen el grupo más numeroso y diverso de vertebrados. Es ampliamente aceptado que los teleósteos vivientes representan un grupo monofilético (Arratia 1999). Teniendo en cuenta las formas fósiles y dependiendo de los distintos autores, el grupo ha sido más o menos inclusivo. Así por ejemplo Patterson (1973, 1977) incluyó a los Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes (Figura 5.4) mientras que Arratia (2004) consideró que ambos grupos fósiles son neopterigios pero su relación con Teleostei es dudosa. Arratia (2001, 2004) enfatizó sobre la necesidad del hallazgo de formas mejor preservadas y la importancia de un estudio detallado de las mismas.

La hipótesis actualmente aceptada es la que considera a Teleostei como un grupo conformado por las formas fósiles *Pholidophorus bechei*, *Leptolepis coryphaenoides*, *Tharsis*, Varasichthyidae, Ichthyodectiformes y las formas vivientes reunidas dentro del clado Teleocephala *sensu* de Pinna (1996) (Arratia 1999, 2000a,b, 2001, 2010).



Según Arratia (1999), quien estudió y discutió los caracteres propuestos por otros autores, los Teleostei quedarían conformados por un clado que posee sólo una sinapomorfía no ambigua y varias sinapomorfías con cierto nivel de homoplasia. Las sinapomorfías listadas en el estudio de Arratia (1999) son:

- Cuadrado que presenta un proceso posteroventral (Arratia y Schultze 1990).

- Maxilar móvil (Patterson 1973), carácter encontrado en *Prohalecites*, un probable holósteo.

- Huesos o placas coronoideas ausentes (Nelson 1973); aunque en *Pholidophorus bechei* esto no es claro.

- Articular fusionado con el angular y retroarticular (Arratia 1999); sin embargo esta condición es variable entre los teleocéfalos.

- Espina neural del centro preural 1 corta o rudimentaria (Arratia 1999). Esta condición está presente también en *Dapedium* y *Prohalecites* siendo variable entre los teleocéfalos.

- Propterigio fusionado al primer radio de la aleta pectoral (Patterson 1977). Esta condición está presente también en *Prohalecites*.

- Presencia de procesos dorsales en las bases de los lepidotricos más internos del lóbulo superior de la aleta caudal (Arratia 1999). Este carácter es variable entre los teleocéfalos.

- Sólo los arcos neurales de las vértebras urales modificados como uroneurales.

La presencia de uroneurales fue un tema controversial dentro de los Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes. Según Brito (1997), los aspidorrínquidos presentan uroneurales verdaderos bien desarrollados. Sin embargo, Arratia (1999), considera que sólo hay verdaderos uroneurales en *Vinctifer*. Asimismo, Arratia (1999), Arratia y Lambers (1996) y Arratia y Schultze (en prensa), consideran que los paucicómidos no poseen verdaderos uroneurales. Como fuera mencionado más arriba en esta tesis, las estructuras presentes en los paucicómidos son impares y surgen por modificación de los arcos neurales de vértebras preurales no siendo homólogas a las estructuras presentes en teleosteos. Entre los aspidorrínquidos la situación es diferente, aparentemente

habría uroneurales verdaderos y elementos derivados por modificación de arcos preurales. Sin embargo en los taxones examinados en esta tesis no se pudo comprobar la presencia de uroneurales homólogos a los presentes en teleósteos.

- Miodomo posterior extendiéndose dentro del basioccipital (Patterson 1973, 1975). Carácter variable dentro de los teleocéfalos.

- Frontales más ensanchados en el sector posterior (Arratia y Schultze 1987). Carácter revertido en osteoglósidos y en algunos ostariofisos.

- Vómer impar y medio (Patterson 1977). Es un carácter homoplásico que se encuentra por encima y debajo del nodo.

## 5.2. Relaciones filogenéticas de Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes

Las relaciones filogenéticas de los miembros de los Orden Pachycormiformes han sido estudiadas por varios autores (véase más abajo). Contrariamente, las relaciones entre los miembros del Orden Aspidorhynchiformes han sido escasamente estudiadas (ver más abajo).

El primer estudio de las interrelaciones dentro del Orden Pachycormiformes estuvo a cargo de Mainwaring (1978); representa el primer análisis cladístico del grupo y el cladograma obtenido se ilustra en la Figura 5.5. En su análisis, Mainwaring (1978) incluyó los géneros: *Sauropsis*, *Euthynotus*, *Saurostomus*, *Pachycormus*, *Hypsocormus* y *Protosphyraena*. De su análisis se desprende que hay cinco caracteres comunes a todos los miembros de la familia:

- 1- Gran complejo rostrodermoetmoide que se une a los frontales [de la antigua terminología] posteriormente y separa los premaxilares y nasales.
- 2- Ausencia de supraorbitales; de esta manera el margen dorsal de la órbita está formado por el dermoesfenótico.
- 3- Presencia de al menos 9 infraorbitales.
- 4- Ausencia de extraescapulares, el dermopterótico se alarga y contiene la comisura supratemporal del canal sensorial.
- 5- Aletas pectorales tipo guadaña (*schythe-like*), lepidotricos ramificados sólo distalmente.

En el estudio de Mainwaring (1978) se observa que *Sauropsis* se encuentra en la base del “cladograma” y según menciona Mainwaring (1978 p. 120) no posee caracteres derivados siendo además un género parafilético que dio origen al género *Euthynotus* por un lado y al resto de los paquicórmidos por el otro. Por otro lado, *Hypsocormus* comparte con todos los miembros de la familia la presencia de un complejo temporal (carácter 13 de Mainwaring [1978]). Asimismo, la presencia de rostrodermoetmoides con dientes marginales y colmillos paramediales (carácter 16 de Mainwaring [1978]) es un carácter compartido por *Hypsocormus* y *Protosphyraena*. *Hypsocormus* no presenta especializaciones exclusivas y sería el segundo género parafilético de donde se origina *Protosphyraena*. *Pachycormus* y *Saurostomus* comparten cuatro caracteres que los separa de *Hypsocormus* y *Protosphyraena*. *Pachycormus* presenta un carácter exclusivo, mandíbula con una sola hilera de dientes (carácter 12 de Mainwaring [1978]). *Saurostomus* presenta un carácter exclusivo, presencia de hueso opercular trapezoidal (carácter 14 de Mainwaring [1978]). *Protosphyraena* presenta 4 caracteres exclusivos que son: placa coronoidea ensanchada (carácter 17 de Mainwaring [1978]), rostrodermoetmoides pronunciado extendiéndose más allá de la mandíbula inferior (carácter 18 de Mainwaring), dientes anteriores del dentario procumbentes (carácter 19 de Mainwaring [1978]) y extremos distales de los lepidotricos de la aleta pectoral fusionados, rígidos y en zig-zag (carácter 20 de Mainwaring [1978]). *Euthynotus* presenta dos caracteres exclusivos: longitud del cráneo igual a un quinto de la longitud total del cuerpo y excediendo el ancho máximo del cuerpo (carácter 7 de Mainwaring [1978]) y base de la aleta anal por delante de la base de la dorsal (carácter 11 de Mainwaring [1978]).

El segundo análisis de los miembros del Orden Pachycormiformes fue llevado a cabo por Lambers (1988, 1992), quien incluyó una mayor cantidad de géneros y especies. Lambers (1988) tomó como base el análisis de Mainwaring (1978) incluyendo al género *Orthocormus*. En este trabajo mencionó que el carácter “base de la aleta dorsal por delante de la base de la aleta anal” (carácter 10 de Lambers) parece haber evolucionado dos veces encontrándose presente en *Saurostomus* y *Pachycormus*, y en *Orthocormus*. Más tarde, Lambers (1992),

aceptando la propuesta filogenética de Lauder y Liem (1983), utilizó para su análisis filogenético a los halecomorfos (ámidos, catúridos, ofiopsidos) como grupo externo.

Lambers (1992) define a la familia Pachycormidae por la presencia de 15 caracteres apomórficos:

- 1- Región anterior del cráneo formada por el rostrodermoetmoides.
- 2- Borde anterior de la boca formado por el rostrodermoetmoides el cual porta dientes; nasales separados por el rostrodermoetmoides.
- 3- Supramaxilar ubicado posterodorsalmente al maxilar.
- 4- Mandíbula inferior sin proceso coronoide elevado.
- 5- Borde dorsal de la mandíbula inferior con una elevación opuesta al premaxilar.
- 6- Posición de la articulación de la mandíbula inferior con el suspensorio por detrás de la órbita.
- 7- Al menos 7 infraorbitales por detrás de la órbita.
- 8- Infraorbitales de la esquina posteroventral de la órbita no expandidos posteriormente, un infraorbital debajo de la órbita.
- 9- Dermoestenótico formando el borde dorsal de la órbita.
- 10- Presencia de dos grandes suborbitales posteriormente expandidos.
- 11- Aleta pectoral con forma de guadaña o cimitarra, con lepidotricos segmentados sólo distalmente.
- 12- Lepidotricos de la aleta pectoral bifurcados asimétricamente (o en Y).
- 13- Uroneurales de tipo particular.
- 14- Presencia de placa hipural.
- 15- Escamas rómbicas muy pequeñas.

De estos 15 caracteres, los caracteres 1, 2, 4 y 5 fueron previamente establecidos por Mainwaring (1978) como sinapomorfías del grupo y son aceptados por Lambers (1992). El carácter 6 de Mainwaring (arcos neurales de las vértebras urales modificados como uroneurales de tipo peculiar), es considerado por Lambers (1992) como típico de la familia Pachycormidae. El carácter 3 de Mainwaring (presencia de al menos 9 infraorbitales posteriormente ubicados en la órbita) es refutado en el análisis de Lambers (1992).

Para establecer las relaciones entre los distintos miembros de la familia, Lambers (1992) utilizó los caracteres originales de Mainwaring (1978), modificó algunos e introdujo caracteres nuevos. A continuación se enumeran los caracteres usados por Lambers (1992). Entre paréntesis se detalla si es un carácter modificado del original de Mainwaring (1978), si es el carácter original de Mainwaring o bien nuevo para el análisis de Lambers (1992).

- Longitud del rostrodermoetmoides (carácter 18 original de Mainwaring 1978).
- Dientes en el rostrodermoetmoides (diferente interpretación del carácter 16 de Mainwaring 1978).
- Dientes en el premaxilar (nuevo carácter de Lambers 1992).
- Inclinação de los dientes del premaxilar (nuevo carácter de Lambers 1992).
- Dientes en la mandíbula inferior (diferente distribución e interpretación del carácter 19 de Mainwaring 1978).
- Dientes marginales en el dentario (diferente distribución e interpretación del carácter 12 de Mainwaring 1978).
- Dientes de los rastrillos branquiales (nuevo carácter de Lambers 1992).
- Complejo temporal (carácter 13 original de Mainwaring 1978).
- Posición de las aletas dorsal y anal (diferente interpretación de los caracteres 10 y 11 de Mainwaring 1978).
- Aleta pélvica (carácter 8 original de Mainwaring 1978).
- Forma de la placa pélvica (nuevo carácter de Lambers 1992).
- Forma de la aleta anal (carácter 9 de Mainwaring 1978).
- Segmentación de los lepidotricos de la aleta caudal (carácter nuevo de Lambers 1992).
- Supraneurales (carácter nuevo de Lambers 1992).
- Osificación de las vértebras (carácter nuevo de Lambers 1992).

En la revisión hecha por Lambers (1992), algunos de los caracteres originalmente planteados por Mainwaring (1978) fueron refutados y no tenidos

en cuenta, esos caracteres están discutidos en las páginas 278 y 279 de su trabajo y aquí sólo serán enumerados.

- Tamaño del cráneo.
- Presupracleitro.

De acuerdo al análisis de Lambers (1992), la familia Pachycormidae queda dividida en dos grupos, uno conteniendo a *Pachycormus* y *Saurostomus* formando el grupo hermano de *Asthenocormus* y *Leedsichthys*. El otro grupo formando una tetratomía no resuelta formada por *Sauropsis*, *Euthynotus* y *Pseudoasthenocormus* y un grupo monofilético compuesto por "*Hypsocormus*" *macrodon*, *Orthocormus*, *Protosphyraena* e *Hypsocormus insignis* (Figura 5.6).

La monofilia del grupo está sostenida por las 15 sinapomorfías mencionadas más arriba. El segundo nodo, que representa el clado monofilético compuesto por (*Pachycormus*, *Saurostomus*) + (*Asthenocormus*, *Leedsichthys*) está caracterizado por la ausencia de aleta pélvica y ausencia de placa pélvica. El nodo que agrupa a *Pachycormus* y *Saurostomus* está caracterizado por los estados de carácter 8 (presencia de complejo temporal) y 14 (doble hilera de supraneurales frente a la aleta dorsal). El nodo que agrupa a *Asthenocormus* y *Leedsichthys* está caracterizado por la presencia de dientes en los rastrillos branquiales y la presencia de lepidotricos no segmentados en la aleta caudal.

La politomía de grado cuatro presente en el quinto nodo está definida por la presencia de una aleta anal falcada. Dentro de la politomía la posición de sus miembros así como del grupo monofilético [(*Orthocormus*, *Protosphyraena*) + "*H.*" *macrodon*], está definido por la presencia de dientes en el rostrodermoetmoides. El nodo que produce la politomía de grado dos entre "*H.*" *macrodon* por un lado y por el otro *Orthocormus* y *Protosphyraena* queda definida por la presencia de dientes en el premaxilar, dientes inclinados en el premaxilar, forma de la placa pélvica y presencia de complejo temporal proyectado hacia adelante. La dicotomía entre *Orthocormus* y *Protosphyraena* está soportada por la presencia del rostrodermoetmoides elongado y por la ausencia de un complejo temporal inclinado hacia adelante.

Un tercer análisis filogenético fue realizado por Liston (2006), en este análisis se utilizó como base la matriz de Lambers (1992) y se reanalizaron

caracteres, en particular el carácter “dientes branquiales” con el fin de comprobar si era éste el carácter responsable de la unión entre *Leedsichthys* y *Asthenocormus*.

Liston (2006) utilizó como grupo externo a *Caturus*. Los taxones incluidos en su análisis fueron: *Sauropsis*, *Euthynotus*, “*Hypsocormus*” *macrodon*, *Orthocormus*, *Protosphyraena*, *Asthenocormus*, *Leedsichthys*, *Hypsocormus insignis*, *Pseudoasthenocormus*, *Pachycormus*, *Saurostomus*, Taxón 13.

En la revisión de caracteres Liston (2006) agrupa los caracteres 3-Dientes del premaxilar (0=uniformes, 1=uno de mayor tamaño que el resto, 2=ausentes) y 4-Inclinación del diente del premaxilar (0=no ubicados oblicuamente al premaxilar, 1=oblicuo al premaxilar, ausentes) de Lambers (1992) en uno, considerando que no son independientes. Asimismo evaluó la utilidad potencial del carácter 7-Dientes en los rastrillos branquiales (0=presentes, 1=ausentes) en la filogenia ya que los dientes de los rastrillos branquiales son difíciles de preservar debido a que presentan distinto grado de osificación en distintos grupos de peces.

Liston (2006) eliminó de la matriz de Lambers (1992) otros dos caracteres (placa hipural y escamas rectangulares pequeñas o diminutas) ya que no estarían, según Liston (2006), representando caracteres sinapomórficos sino simplesiomórficos (es decir caracteres plesiomórficos presentes en ambos taxones). El árbol de consenso de Liston (2006) fortalece la hipótesis previa de Lambers (1992) otorgándole mayor soporte al clado de los paquicórmidos edéntulos (*Asthenocormus*, *Leedsichthys* y el Taxón 13). *Pachycormus* y *Saurostomus* representan el grupo hermano del clado compuesto por los taxones edéntulos. Asimismo, *Orthocormus*, “*Hypsocormus*” *macrodon* y *Protosphyraena* se consolidan como grupo al cual posteriormente se incorpora *H. insignis*. La relación de *Pseudoasthenocormus* permanece sin resolver (Figura 5.7).

En el consenso se observan claramente dos grupos monofiléticos, uno conformado por los paquicórmidos edéntulos (caracterizados por la ausencia de segmentación en los lepidotricos de la aleta caudal y ausencia de dientes) y los paquicórmidos con dientes y colmillos (caracterizados por la presencia de dientes similares a colmillos en el rostrodermoetmoides y con una aleta anal de

tipo falcada). *Pachycormus* y *Saurostomus* comparten con *Leedsichthys* la presencia de dos hileras de supraneurales, ausencia de aleta pélvica y presencia de complejo temporal.

Un cuarto análisis filogenético de los Pachycormiformes fue llevado a cabo por Friedman *et al.* (2010), cuyo objetivo principal fue establecer las relaciones dentro del grupo de paquicórmidos edéntulos. En este nuevo análisis se partió de la hipótesis de que los paquicórmidos se ubican, indiscutiblemente, como grupo corona de los neopterigios, ubicándolos como teleósteos aceptando la postura de varios autores (e.g., Patterson 1973, 1977, Gardiner *et al.* 1996 y Hurley *et al.* 2007). Sin embargo la interpretación de los paquicórmidos como un grupo de teleósteos ha sido cuestionada (p. ej. Brito (1997), Arratia (1999, 2001), Arratia y Schultze (en prensa).

Según Friedman *et al.* (2010) los paquicórmidos son considerados el grupo basal de teleósteos por presentar, entre otros caracteres, uroneurales homólogos a los uroneurales presentes en los teleósteos (carácter 15 de Friedman *et al.* 2010). Sin embargo, Arratia y Lambers (1996) en su estudio sobre el esqueleto caudal de los Pachycormiformes habían demostrado claramente que las estructuras presentes en los paquicórmidos no son homólogas a las presentes en teleósteos. El análisis de Friedman *et al.* (2010) toma como base la matriz de datos de Hurley *et al.* (2007), matriz donde sólo un paquicórmido es tenido en cuenta y cuyo objetivo no fue determinar la posición de los paquicórmidos en la filogenia de los neopterigios. La mayor parte de los taxones utilizados por Hurley *et al.* (2007) fueron retenidos por Friedman *et al.* (2010) y se utilizó como grupo externo a un representante triásico del Orden Paleonisciformes (*Pteronisculus*). En este trabajo se describieron dos nuevos géneros de paquicórmidos edéntulos (*Bonnerichthys* y *Rhinconichthys*) que son incorporados al análisis. Además de las formas edéntulas, los autores suman al análisis al género australiano *Australopachycormus* y a otros géneros (*Euthynotus*, *Hypsocormus*, *Orthocormus* y *Protosphyraena*).

El árbol de consenso estricto obtenido en el trabajo de Friedman *et al.* (2010) se muestra en la Figura 5.8 con todos los taxones incluidos y Figura 5.9



donde se sacó un fragmento de cráneo asignado a la familia Pachycormidae (BMNH P. 41669) por ser un material muy incompleto.

Más tarde, Lindkvist (2012) presentó un nuevo análisis cladístico en donde, basándose en la matriz de datos de Friedman *et al.* (2010), incorporó la especie *Pachycormus bollensis*. Su estudio aportó como novedad el reconocimiento de 3 patrones ecomorfológicos distintivos, reflejados en 3 clados; un clado agrupando las grandes formas filtradoras (edéntulas), otro las formas carnívoras (con grandes dientes y colmillos) y un tercero agrupando a los más generalistas como *P. bollensis* (con dientes pequeños) (Figura 5.10). Lindkvist (2012) mencionó además que *P. bollensis* podría representar un grado intermedio entre las formas filtradoras y las carnívoras. Además la hipótesis filogenética de Linkdvist (2012) no apoya completamente la hipótesis previa de Friedman *et al.* (2010) ya que no se resuelven las interrelaciones entre los géneros (con excepción de las formas carnívoras) y el soporte para los paquicórmidos edéntulos es muy débil (Figura 5.11).

Posteriormente, Friedman (2012a), en una versión ampliada de la matriz previamente analizada por Friedman *et al.* (2010), incluyó nuevos caracteres así como también incorporó caracteres utilizados por Grande (2010). Friedman (2012a) incluyó en su análisis a los taxones *Dentilepisosteus* (Lepisosteiformes), *Saurostomus*, "*Hypsocormus*" *macrodon* y *Ohmdenia* (Pachycormiformes). *Ohmdenia* había sido incluido dentro de la familia Birgeriidae, un clado mesozoico ubicado por fuera del *crown* Neopterygii y con afinidades inciertas. La hipótesis filogenética de Friedman (2012a) posiciona a *Ohmdenia* como un miembro del Orden Pachycormiformes, corroborando la hipótesis de Lambers (1992) pero a diferencia de lo propuesto por este último, quien sinonimizó *Ohmdenia* con *Saurostomus*, Friedman (2012a) consideró que *Ohmdenia* es un género válido. Más aún, basándose en la estructura de la mandíbula, disposición y forma de los dientes, considera que estaría representando el paso evolutivo intermedio en la línea que conduce a los grandes paquicórmidos edéntulos. El consenso estricto de este análisis se ilustra en la Figura 5.12.

Como fuera mencionado anteriormente en esta tesis se utilizó como base para la construcción de una nueva matriz de datos, la matriz de Friedman

(2012a). Sin embargo, tanto los taxones como los caracteres utilizados en la matriz de Friedman (2012a) fueron revisados en detalle. Algunos caracteres fueron reestructurados, otros considerados ambiguos y no utilizados en este análisis (véase Capítulo 2 sección 2.7.1). Por otro lado es importante resaltar que los resultados que surgen de esta tesis no soportan el posicionamiento de los paquicórmidos como un grupo de teleósteos indiscutidos, tampoco soporta la hipótesis de que *Ohmdenia* sería un grupo basal al clado de los paquicórmidos edéntulos, ni las relaciones entre los distintos géneros de paquicórmidos planteadas por el autor.

Los Aspidorhynchiformes, fueron estudiados en un contexto cladístico por Brito (1997) quien enunció hipótesis filogenéticas dentro de la familia Aspidorhynchidae así como también de la familia en el contexto mayor de los Neopterygii. Brito (1997), parte de las hipótesis más aceptadas en la época en donde los Aspidorhynchiformes representan un grupo de teleósteos basales (Patterson 1973, 1977, Patterson y Rosen 1977 y Maniwarung 1978).

El análisis de Brito (1997) dio como resultado que los aspidorrínquidos constituyen un grupo monofilético dentro del clado Teleostei. Las interrelaciones entre los miembros del clado posicionan a *Aspidorhynchus* como el grupo hermano del clado conformado por (*Vinctifer* + *Belonostomus*) (Figura 5.13). Sin embargo los resultados de Arratia (1999) y los hallados en el análisis que aquí se presenta no apoyan esta relación (véase más adelante).

Brito (1997) definió las siguientes sinapomorfías para los Aspidorhynchiformes:

- 1- Presencia de un proceso occipital en el neurocráneo formado por el intercalar y el autopterótico.
- 2- Formación de un tubo rostral conformado en su mayor parte por los premaxilares que permanecen fijos insertándose profundamente en la región etmoidea.
- 3- Posición posterior del canal preopercular.
- 4- Presencia de predentario.
- 5- Ausencia de interopérculo.

Asimismo, la monofilia de (*Vinctifer* + *Belonostomus*) está sustentada por dos caracteres sinapomórficos (hipurales 1 y 2 asociados a un único centro ural

en los individuos adultos [carácter 39 de Brito 1997] y fusión e incluso obliteración de las suturas en los elementos del neurocráneo [carácter 1 de Brito 1997]]. Sin embargo y de acuerdo a mis observaciones de los materiales, los hipurales 1 y 2 no estarían fusionados a un único centro ural en *Belonostomus*. Brito (1997) menciona además que es necesario reconocer más caracteres que justifiquen la monofilia de estos dos géneros, caracteres que no han podido ser establecidos debido principalmente a la pobre calidad de preservación de los ejemplares del género *Belonostomus*.

Por otro lado, *Vinctifer* aparece como un género monofilético sustentado por tres sinapomorfías a saber: paraesfenoides con dientes (carácter 15 de Brito 1997), ausencia de supramaxilar (carácter 19 de Brito 1997) y presencia de doble articulación mandibular cuadrado-simpléctico (carácter 29 de Brito 1997). Sin embargo, de acuerdo a mis observaciones la doble articulación cuadrado-simpléctico no sería exclusiva de *Vinctifer* sino que estaría presente también en representantes de los géneros *Belonostomus* y *Aspidorhynchus* (ver más adelante).

En la hipótesis filogenética de Brito (1997), los teleósteos aparecen como un grupo bien diferenciado del cual, los Aspidorhynchidae, serían el grupo hermano. Los Pachycormidae quedan excluidos de Teleostei. Los Neopterygii conforman un grupo monofilético compuesto por los Semionotiformes, Halecomorphi, Teleostei y los Pachycormidae (Figura 5.13). Las relaciones dentro de los Neopterygii no quedan resueltas (véase: Brito 1997 figura 56 p. 751), existiendo tres escenarios posibles:

- A- Teleostei como grupo hermano del clado conformado por los (Pachycormiformes + Semionotiformes).
- B- (Teleostei + Semionotiformes) como un grupo monofilético y ubicados como grupo hermano de Pachycormiformes.
- C- Pachycormiformes como grupo hermano de los (Halecomorphi + Semionotiformes).

### 5.3. Hipótesis filogenéticas a contrastar

Las hipótesis filogenéticas a contrastar son:

- 1- Los Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes están más cercanamente relacionados con los teleósteos que con otros grupos y son considerados un grupo basal o integrantes del grupo basal (*stem-group*) de teleósteos (dentro de los Teleostomorpha).
- 2- Los Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes están más relacionados con los halecomorfos (ámidos, catúridos, fúridos) y serían considerados Holósteos.
- 3- Los Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes tienen características intermedias entre Holostei y Teleostei con lo cual es preferible considerarlos *Neopterygii incertae sedis* hasta que haya mayor información disponible.

### 5.4. Metodología de trabajo y análisis.

Se parte del hecho de que tanto Aspidorhynchiformes como Pachycormiformes son representantes de Actinopterygii. Si bien las interpretaciones de por ejemplo: Patterson (1973, 1977), Patterson y Rosen (1977), Mainwaring (1978), Brito (1997), Friedman *et al.* (2010) y Friedman (2012a) donde Aspidorhynchiformes y/o Pachycormiformes aparecen como teleósteos basales, son actualmente las hipótesis más difundidas; muchos de los caracteres utilizados para apoyar tales hipótesis llaman la atención y son cuestionables (por ejemplo la presencia en ambos grupos de “uroneurales de tipo peculiar” [estructuras pares o impares que surgen por modificación de arcos preurales o espinas preurales y que no son homólogos a los uroneurales presentes en los teleósteos que surgen por modificación de los arcos neurales de las vértebras urales y tienen origen par]). Asimismo, todas las sinapomorfías de teleósteos planteadas por Patterson (1973, 1977) han sido cuestionadas y a la luz de la evidencia actual, no son consideradas válidas. Por otro lado, tanto Pachycormiformes como Aspidorhynchiformes poseen placas coronoideas que están ausentes en los teleósteos. Arratia (2001) considera que estas formas

podrían pertenecer a un clado mayor, que ella denominó Teleosteomorpha y que representarían el grupo troncal o *stem-group* de los teleósteos.

La metodología mediante la cual se construyó la matriz de datos que se utiliza en este análisis filogenético fue abordada en el Capítulo 2: Materiales y Métodos bajo la sección 2.7.1: Construcción de la matriz. Se utilizó como base la matriz de datos proporcionada por Friedman (2012a) que consta de 29 taxones (15 paucicórmidos) por 121 caracteres, todos morfológicos. De esta matriz se tuvieron en cuenta 99 caracteres, se agregaron 28 caracteres nuevos formulados por la autora y 16 caracteres de otros autores (véase capítulo 2 sección 2.7.1 para mayor detalle).

Los caracteres con incidencia filogenética en las interrelaciones de los paucicórmidos fueron tomados de trabajos previos (Mainwaring 1978, Lambers 1988, 1992, Friedman 2012a) y los caracteres con incidencia filogenética en las interrelaciones de aspidorrínquidos fueron tomados de trabajos previos de Brito (1992, 1997). Sin embargo, muchos de los caracteres utilizados en la matriz de datos que aquí se presenta fueron remuestreados en los materiales a los que se tuvo acceso y muchas de las codificaciones planteadas por Friedman *et al.* (2010) y Friedman (2012a) son cuestionadas en esta tesis. De igual manera, muchos de los caracteres de Friedman (2012a) fueron reinterpretados a la luz de nuevas evidencias.

A la matriz base de Friedman (2012a) se le adicionaron 18 taxones (6 Pachycormiformes, 9 Aspidorhynchiformes, 1 “Pholidophoriformes”, 1 Ichthyodectiformes y 1 Semionotiformes), para ver el detalle de los taxones y caracteres utilizados consultar el capítulo 2 sección 2.7.1.

Los 28 caracteres nuevos se formularon partiendo de la observación personal de material fósil y/o de descripciones en la literatura (más abajo se listan los caracteres utilizados en el presente análisis).

En todos los casos en que fue posible los caracteres fueron codificados nuevamente analizando material fósil presente en distintas instituciones nacionales y extranjeras (véase capítulo 2 sección 2.7.1).

Las relaciones filogenéticas de los grupos objeto de estudio de esta tesis se analizaron utilizando los principios cladísticos de parsimonia siguiendo la metodología empleada por Hennig (1966) y Wiley (1981).

La polarización de caracteres se hizo siguiendo la metodología de comparación con el grupo externo (Farris 1982, Kluge 1985). El estado ancestral de los caracteres fue determinado comparando con grupos que fueron previamente considerados como grupos hermanos (p. ej., Patterson 1973, Patterson y Rosen 1977, Lauder y Liem 1983, Olsen 1984, Olsen y McCune 1991, Lambers 1992, Brito 1997, Arratia 1999, 2004, Cavin 2010, Grande 2010 entre otros). Los grupos a considerar son: semionótidos, halecomorfos (catúridos, fúridos, ionoscópidos y el parasemionótido *Watsonulus eugnathoides*), ámidos y Pycnodontomorpha (*sensu* Cavin 2010)= Pycnodontiformes.

#### **5.4.1. Datos o entradas faltantes (?)**

El efecto negativo que tienen los datos faltantes o “*missing data*” en los análisis filogenéticos fue denotado hace más de 20 años (p. ej., Gauthier *et al.* 1988). Posteriormente, muchos autores se interesaron en el tema y discutieron cómo y por qué las entradas de datos faltantes afectaban las reconstrucciones filogenéticas bajo diferentes condiciones (p. ej., Nixon y Davis 1991, Platnick *et al.* 1991, Madisson 1993). Otros autores estudiaron el efecto que tienen los datos faltantes en el contexto de estudios filogenéticos (p. ej., Novacek 1992, Flynn *et al.*, 2005). Otros propusieron metodologías para evitar este tipo de problemas (Kearney y Clark 2003) o bien evaluar si la inclusión de taxones incompletos podía disminuir o prevenir el efecto “*long-branch attraction*”. Cobbett *et al.* (2007) exploró si los taxones fósiles son más inestables que los taxones actuales en los análisis filogenéticos.

La mayoría de los trabajos demostraron que un número considerable de “*missing data*” en un taxon particular determina que éste cambie su posición sin modificar la longitud de las ramas del árbol, lo que conlleva a la generación de un gran número de árboles igualmente parsimoniosos y que el consenso estricto esté pobremente resuelto. Esto se ve ejemplificado en el análisis filogenético de los peces jurásicos (p. ej., Arratia 1999) donde hay una gran cantidad de datos

faltantes y donde algunos estados de caracteres son poco claros o ambiguos (debidos en mayor parte, al estado de preservación de los taxones). Este es el caso particular de aspidorrínquidos y paquicórmidos, sobre todo entre los aspidorrínquidos jurásicos y los paquicórmidos en general. Basta con ver la matriz de datos de Friedman *et al.* (2010), Friedman (2012a) e incluso la matriz de datos que aquí se presenta para notar la gran cantidad de información que se desconoce. La falta de información en el caso de estos taxones en particular, se debe principalmente al estado de preservación de los organismos. En el caso de los paquicórmidos por ejemplo, la mayor parte de la información proviene del postcráneo y los caracteres craneanos están pobremente conocidos lo cual se traduce en un gran número de entradas faltantes en esta parte de la matriz. Recientemente, Prevosti y Chemisquy (2010) concluyeron que un mayor número de caracteres conlleva al potencial establecimiento de sinapomorfías que pueden ayudar a “rescatar” los clados del impacto negativo de las entradas faltantes o de cualquier otra perturbación existente en la matriz de datos. El muestreo de un mayor número de caracteres en lugar de más taxones puede disminuir el efecto de los “*missing data*”. Muchos autores concuerdan en que sumar más caracteres es la mejor estrategia para obtener hipótesis filogenéticas más robustas (p. ej., Wheeler 1992, Bremer *et al.* 1999, Mitchell *et al.* 2000). Sin embargo, es importante tener en cuenta la calidad de los caracteres que se van a muestrear, incrementar el número de caracteres incluyendo caracteres que no sean relevantes al grupo de estudio no tiene sentido alguno, esto es lo que se observa por ejemplo con algunos caracteres muestreados por Friedman (2012a).

#### **5.4.2. Caracteres utilizados en la presente tesis.**

A continuación se listan los caracteres. Entre corchetes se menciona la fuente de donde se tomaron. Los caracteres nuevos están señalados con [S\*] y en *itálica*. Los modificados se indican como [modif. S\*].

A continuación se listan los caracteres utilizados a modo de índice y posteriormente se discuten aquellos caracteres nuevos o con diferente interpretación.

1. Osificación de la región etmoidea [Friedman 2012a].

2. Autopalatino [= c. 64 de Grande 2010].
3. Dientes en el entopterigoides [=c. 15 López-Arbarello 2012].
4. Miodomo anterior [Friedman 2012a].
5. Proceso basipterigoideo [Friedman 2012a].
6. Miodomo posterior [Friedman 2012a].
7. Piso endoesquelético del miodomo posterior fenestrado [Friedman 2012a].
8. Opistótico [Friedman 2012a].
9. Pterótico [Friedman 2012a].
10. Pterótico fusionado con el dermopterótico [Friedman 2012a].
11. Intercalar fusionado con el pterótico [Friedman 2012a].
12. Epioccipital [Friedman 2012a].
13. Intercalar [Friedman 2012a].
14. Sobrecrecimiento membranoso del intercalar [Friedman 2012a].
15. Foramen del nervio vago [Friedman 2012a].
16. Canal craneal lateral [Friedman 2012a].
17. Fosa subtemporal [Friedman 2012a].
18. Fisuras craneales [Friedman 2012a].
19. Relación entre la aorta dorsal y la región del basicráneo [Friedman 2012a].
20. Ancho de la comisura lateral [Friedman 2012a].
21. Relación entre las fosas postemporales y Bridgei [Friedman 2012a].
22. Canal espiracular [Friedman 2012a].
23. Vómer (es) [Friedman 2012a].
24. Cuerpo del paraesfenoides en el región del esfenetmoides [Friedman 2012a].
25. Dientes en el paraesfenoides [Friedman 2012a].
26. Foramen de la carótida interna atravesando el paraesfenoides [Friedman 2012a].
27. Foramen de la vena pseudobraquial eferente atravesando el paraesfenoides [Friedman 2012a].



28. Contribución del rostral a la conformación del margen oral de la boca [Friedman 2012a].
29. Rostral y su relación con el nasal [Friedman 2012a].
30. Rostrodermoetmoides [Friedman 2012a].
31. Extensión del rostrodermoetmoides [Friedman 2012a, modif. S\*]  
**Ordenado.**
32. Dientes marginales en el rostrodermoetmoides [Friedman 2012a].
33. Colmillos paramediales en el rostrodermoetmoides [Friedman 2012a].
34. Postparietales [Friedman 2012a, modif. S\*].
35. Extraescapular independiente [Friedman 2012a].
36. Cantidad de extraescapulares a los lados del cráneo [Friedman 2012a].
37. Complejo temporal en el cráneo [Friedman 2012a, modif. S\*]  
**Ordenado.**
38. Ornamentación de los huesos dérmicos del cráneo [Friedman 2012a].
39. Tipo de ornamentación de los huesos dérmicos del cráneo [López-Arbarello 2012, modif. S\*] **Ordenado.**
40. Forma del cráneo en el sector posterior [Friedman 2012a].
41. Proceso posterior del dermopterótico delgado o agudo [Friedman *et al.* 2010].
42. Relación del dermoesfenótico con los otros huesos del cráneo [Friedman *et al.* 2010].
43. Dermoesfenótico formando el margen dorsal de la órbita [Friedman 2012].
44. Supraorbitales [Friedman 2012a].
45. Supraorbital anterior unido a los infraorbitales [Friedman 2012a].
46. Suborbitales [Friedman 2012a].
47. Cantidad de suborbitales [Friedman 2012a] **Ordenado.**
48. Tamaño de los suborbitales [Friedman 2012a].

49. Suborbitales que cubren ampliamente al preopérculo [Friedman 2012a].
50. Forma de los anteorbitales [Friedman 2012a].
51. Cantidad de infraorbitales presentes detrás de la órbita [Friedman 2012a].
52. Infraorbitales por delante del anillo circumorbital [Friedman 2012a].
53. Infraorbitales ampliamente extendidos en el sector posterior [Friedman 2012a].
54. Dientes marginales [Friedman 2012a].
55. Carena o costilla que se extiende en toda la longitud del diente [Friedman 2012a].
56. *Premaxilar* [S\*].
57. Premaxilar móvil [Friedman 2012a].
58. Proceso ascendente del premaxilar rugoso, con una muesca o perforado [Friedman 2012a].
59. Premaxilares que contactan en la línea media [Friedman *et al.* 2010].
60. Premaxilares soldados formando un tubo que penetra profundamente en la región etmoidal [Brito 1997].
61. Premaxilares que forman gran parte del techo (dérmico) en la región del hocico [Friedman 2012a].
62. *Dientes en el premaxilar* [S\*].
63. Forma de los dientes del premaxilar [Friedman 2012a].
64. *Dientes de mayor tamaño en el premaxilar* [S\*].
65. Inclinação de los dientes de mayor tamaño presentes en el premaxilar [Lambers 1996 c.4].
66. Maxilar [Friedman 2012a].
67. Longitud del maxilar [Friedman 2012a].
68. Maxilar con proceso articular anterior bien desarrollado [Grande 2010].
69. Forma del margen posterior del maxilar [Friedman 2012a].

70. Engrosamiento en el margen externo del maxilar conformando una gruesa “cresta” [Friedman 2012a].
71. *Longitud del rostro* . [S\*] **Ordenado**.
72. Longitud preorbitaria vs. postorbitaria [Grande 2010].
73. *Longitud de la mandíbula superior vs. longitud de la mandíbula inferior* [S\*] **Ordenado**.
74. Supramaxilar [Friedman 2012a].
75. Posición del supramaxilar [Friedman 2012a].
76. Predentario [Brito 1997].
77. *Tamaño relativo del predentario* [S\*], **Ordenado**.
78. *Extremo anterior del dentario curvado hacia arriba por desarrollo de la placa coronoides* [S\*], **Ordenado**.
79. *Dientes en el dentario* [S\*].
80. Cantidad de hileras de dientes en el dentario [Friedman 2012a].
81. Forma de los dientes más anteriores del dentario [Friedman 2012a].
82. Surangular [Friedman 2012a].
83. Placa coronoidea [Friedman 2012a].
84. Forma de la placa coronoidea anterior [Friedman 2012a].
85. Dientes de la placa coronoidea [Grande 2010].
86. Proceso coronoideo [Friedman 2012a].
87. Prearticular [Friedman 2012a].
88. Dientes en el prearticular [Friedman 2012a].
89. Articulación de la mandíbula inferior con el suspensorio y su relación con la órbita [Friedman 2012a].
90. Hiomandibular [Friedman 2012a].
91. Cuadradoyugal [Friedman 2012a].
92. *Doble articulación cuadrado simpléctico* [S\*].
93. Ubicación del simpléctico en relación al cuadrado y a la articulación mandibular [Friedman 2012a].
94. Cuadrado con proceso posteroventral elongado [Friedman 2012a].

95. Participación del ectopterigoides en la conformación del paladar [Friedman 2012a].
96. Contacto entre entopterigides y dermopalatino [Friedman 2012a].
97. Forma del preopérculo [López-Arbarello 2012, modif. S\*], **Ordenado.**
98. Morfología general del preopérculo [Friedman 2012a].
99. *Canal preopercular* [S\*].
100. *Canal accesorio del preopérculo* [S\*].
101. Proyección dorsal del subopérculo entre el preopérculo y el opérculo [Friedman 2012a].
102. Margen ventral del preopérculo (en L) muy desarrollado [Grande 2010 modif S\*].
103. Hipohial [Friedman 2012a].
104. Placa gular [Friedman 2012a].
105. Número de hipobranquiales [Friedman 2012a].
106. Proceso uncinado del epibranquial [Friedman 2012a].
107. Relación entre las bases de la aleta dorsal y anal [Friedman 2012a, modif. S\*], **Ordenado.**
108. *Posición de las aletas dorsal y anal* [S\*].
109. *Aleta anal* [S\*].
110. Forma de la aleta anal [Lambers 1996].
111. Segmentación de los lepidotricos de la aleta caudal [Friedman 2012a].
112. *Autocentro formando la mayor parte del cuerpo de la vértebra* [S\*]
113. Vértebras opistocélicas [Friedman 2012a].
114. Diplospondilia en elementos caudales [Friedman 2012a].
115. Epineurales elongados [Friedman 2012a].
116. *Tamaño del escudo que precede el lóbulo dorsal de la aleta caudal* [S\*], **Ordenado.**
117. *Presencia de escudo precediendo el lóbulo ventral de la aleta caudal* [S\*].

118. *Escamas altamente modificadas cubriendo las bases de los radios principales y fulcros basales epiaxiales de la aleta caudal (scaly caudal apparatus de Arratia y Schultze en prensa) [S\*]*
119. *Presencia de fulcros marginales (=fringing fulcra) en el margen del lóbulo epiaxial o hipoaxial de la aleta caudal [S\*].*
120. *Tipo de fulcros marginales (=fringing fulcra) en el margen del lóbulo epiaxial y/o hipoaxial de la aleta caudal [S\*].*
121. *Fulcros marginales en el margen de la aleta pectoral [S\*].*
122. *Arcocentros neurales y "uroneurales" expandidos lateralmente [S\*].*
123. Presencia de uroneurales verdaderos = arcos neurales urales pares [Friedman 2012a].
124. *Algunos arcos neurales preurales modificados como "uroneurales" [S\*].*
125. Placa hipural [Friedman 2012a].
126. Forma de la placa hipural [Friedman 2012a].
127. Sector posterodorsal de la placa hipural muescas bien desarrolladas (fusión incompleta de hipurales accesorios) [Friedman 2012a].
128. Clavícula [Friedman 2012a]
129. Ala media del cleitro [Friedman 2012a].
130. Supracleitro [Friedman 2012a].
131. Uno o más postcleitros [Friedman 2012a].
132. Osificación endoesquelética de la cintura pectoral reducida al mesocoracoides [Friedman 2012a].
133. Propterigio de la aleta pectoral [Friedman 2012a].
134. Morfología de los lepidotricos de la aleta pectoral [Friedman 2012a].
135. Aletas pectorales tipo guadaña, cimitarra (=scythe-like), con lepidotricos segmentados en la porción distal [Friedman 2012a].
136. Grado de fusión de los lepidotricos a lo largo del margen de la aleta pectoral [Friedman 2012a, modif. S\*], **Ordenado.**
137. Lepidotricos de la aleta pectoral bifurcados [Friedman 2012a].

138. Bifurcación en “Y” de los lepidotricos de la aleta pectoral [Friedman *et al.* 2010].
139. Segmentación de los lepidotricos de la aleta pectoral [Friedman *et al.* 2010].
140. Aletas pélvicas [Friedman 2012a].
141. Posición de las aletas pélvicas [Friedman 2012a].
142. Escamas [Friedman 2012a].
143. *Tamaño general de las escamas del cuerpo* [S\*].
144. *Tamaño de las escamas de la línea lateral en relación a las inmediatamente superiores e inferiores* [S\*].
145. *Hileras de escamas de mayor tamaño en los flancos* [S\*].
146. *Tipo de escama* [S\*].
147. Estructura *peg and socket* [Brito 1997].
148. Escamas con cresta [Friedman 2012a].
149. Morfología de las escamas [Friedman 2012a, modif. S\*].
150. *Presencia de ganoína en las escamas* [S\*].
151. *Presencia de microtubérculos en las escamas* [S\*].
152. Presencia de interopérculo [Brito 1997].

#### **5.4.3. Discusión de caracteres.**

1. *Osificación de la región etmoidea* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente).

Los Aspidorhynchiformes poseen la región etmoidea osificada (Brito 1997). Se distinguen un par de etmoides laterales bien desarrollados, relativamente fáciles de reconocer en todos los géneros. En los Pachycormiformes, la región etmoidea está osificada y forma un complejo óseo bien desarrollado el complejo rostrodermoetmoides. *Pachycormus macropterus*, presenta etmoides lateral y pre-etmoides, el dermoetmoides lateral se fusiona al rostral (Mainwaring 1978 p. 12 y 14). De acuerdo con Patterson (1975 p. 499), la presencia de osificaciones en la región etmoidea es un carácter de actinopterigios primitivos encontrándose presente en teleósteos, halecomorfos, acipenséridos, poliptéridos, paleonisciformes y hasta en *Latimeria*. La presencia de región etmoidea

cartilaginosa es un carácter sinapomórfico de los Lepisosteiformes (Grande 2010). Bartram (1977) reportó la presencia de osificaciones del cartílago etmoides en *Macrosemius rostratus*. La presencia de rostrodermoetmoides osificado es una autapomorfía de los paquicórmidos, representando un carácter derivado por la naturaleza de su composición.

2. *Autopalatino* [Grande 2010] (0 = Presente, 1 = Ausente). El autopalatino está presente en los Aspidorhynchiformes (Brito 1997 p. 700 f. 15 A). Entre los Pachycormiformes no ha sido posible observar la presencia de autopalatino. Está presente en *Amia calva* y *Caturus furcatus* (Grande y Bemis 1998). Entre los Semionotiformes se reportó la presencia de autopalatino en *Semionotus elegans* (Olsen y McCune 1991). Entre los teleósteos primitivos vivientes se encuentra presente en *Elops*. Entre los “Pholidophoriformes” se encuentra presente en *Siemensichthys siemesi* (Arratia 2000). Patterson (1973), menciona que el autopalatino se ha perdido al menos una vez dentro de Teleostei. Los Lepisosteiformes no presentan autopalatino osificado (Grande 2010, López-Arbarello 2012). La presencia de autopalatino en los Aspidorhynchiformes representa el estado plesiomórfico del carácter.

3. *Dientes en el entopterigoides* [López-Arbarello 2012] (0 = Presente, 1 = Ausente). La presencia de dientes en el entopterigoides es común entre los neopterigios basales (Arratia y Schultze 1991). Entre los Aspidorhynchiformes están presentes en *Belonostomus* y *Aspidorhynchus*, mientras que en *Vinctifer* y *Richmondichthys* están ausentes. Entre los Pachycormiformes este carácter se desconoce en la mayor parte de los géneros a excepción de *Pachycormus* y *Notodectes* que presentan dientes en el entopterigoides. Entre los halecomorfos, *Amia* y *Caturus* poseen dientes en el entopterigoides (Grande y Bemis 1998). *Macrosemius* no presenta dientes en el entopterigoides (López-Arbarello 2012).

4. *Miodomo anterior* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente). El neurocráneo de los paquicórmidos no es bien conocido salvo algunas descripciones para *Hypsocormus* y *Pachycormus curtus* (véase: Rayner 1948). Entre los paquicórmidos examinados no fue posible determinar la presencia de miodomo anterior.

En los Aspidorhynchiiformes el miodomo anterior está presente (Brito 1997) estando bien desarrollado en *Vinctifer comptoni* en donde ocupa una posición medial (Brito 1992). La presencia de miodomo anterior bien desarrollado es un rasgo típico presente en los Teleostei (Brito 1992). Sin embargo entre los halecomorfos, *Amia* y *Caturus* presentan miodomo anterior bien desarrollado. Está ausente en los Lepisosteiformes (Grande 2010).

5. *Proceso basiapterigoideo* [Friedman 2012a] (0 = Proceso bien desarrollado presente, 1 = Ausente). Entre los halecomorfos, *Amia* no presenta proceso basiapterigoideo desarrollado. Entre los teleósteos vivientes el proceso basiapterigoideo está presente sólo en los osteoglósosidos y está formado en su mayor parte por el paraesfenoides. Entre los teleósteos fósiles el proceso basiapterigoideo está presente en los ictiodéctidos, leptolépidos y folidofóridos (Patterson 1977 p. 252). En los Lepisosteiformes el proceso basiapterigoideo forma una superficie de articulación en el neurocráneo que articula con el metapterigoides y está formado en parte por el pterótico y el paraesfenoides (Grande 2010). El proceso basiapterigoideo presente en *Lepisosteus* tiene características primitivas, en donde la parte autostósica (endoesquelética) es dominante. Según Rayner (1951) hay tres tipos de proceso basiapterigoideo. El tipo más primitivo se encuentra presente en los peces paleonoscoideos fósiles, (hoy agrupados en los Órdenes Birgeriformes, Palaeonisciformes, Saurichthyiformes y Cheirolepidiformes) así como en los condrósteos vivientes en donde el paraesfenoides tiene poca o nula participación. El segundo tipo, un poco más avanzado está presente en algunos condrósteos y en los holósteos fósiles; en ellos la porción del proótico y la del paraesfenoides son similares en desarrollo. El tercer tipo y más evolucionado, característico de los teleósteos primitivos, presenta la porción autostósica (endoesquelética) reducida y el proceso es enteramente formado por el paraesfenoides. La condición más derivada es la pérdida de proceso basiapterigoideo y se observa en los teleósteos avanzados y entre los halecomorfos, en *Amia*. La pérdida de proceso basiapterigoideo en los teleósteos y *Amia* seguramente se alcanzó independiente en ambos grupos ya que hay evidencias de la presencia de proceso basiapterigoideo en los “folidofóridos” (Patterson 1977).



Entre los Pachycormiformes, Friedman *et al.* (2010) y Friedman (2012a) no establece una distinción entre los distintos tipos de proceso basipterigoideo mencionados por Rayner (1951) y Patterson (1977). Considera que el proceso basipterigoideo está ausente en varias especies. En los ejemplares examinados para este trabajo no fue posible establecer la presencia o ausencia de proceso basipterigoideo con lo cual en los ejemplares examinados este carácter se codificó como dato faltante. Entre los Aspidorhynchiformes el paraesfenoides presenta un proceso ascendente bien desarrollado (Brito 1997) y no se observó la presencia de proceso basipterigoideo.

6. *Miodomo posterior* [Friedman 2012a] (0 = Presente, 1 = Ausente). En los teleósteos generalizados el miodomo posterior aloja dos de los seis músculos intrínsecos del ojo, el recto interno y externo. Se extiende hacia atrás dentro del basioccipital, esta extensión es una especialización de los teleósteos (Patterson 1977). En *Amia* el miodomo posterior sólo contiene al músculo recto posterior y está confinado al proótico. En los Paleonisciformes hay un miodomo posterior pequeño. La presencia de miodomo posterior par es una característica de los actinopterigios primitivos. Los peces reunidos en el clado Lepisosteioidea (*sensu* López-Arbarello 2012), que incluye a Obaichthyidae y Lepisosteidae, no presentan miodomo posterior siendo esta una autapomorfía del grupo. El aumento de tamaño de los miodomos conduce a su confluencia, provocando la migración de la fisura otico-ventral. En los teleósteos, el miodomo está atravesado por la fisura otico-ventral y penetra en el basioccipital. En *Vinctifer comptoni* el miodomo posterior está confinado al pterótico (Brito 1992).

7. *Piso endoesqueletario del miodomo posterior* [Friedman 2012a] (0 = Completo, 1 = Fenestrado).

8. *Opistótico* [Friedman 2012a] (0 = Presente, 1 = Ausente). La presencia y/o ausencia de opistótico es difícil de verificar en las formas fósiles; parece estar ausente en los catúridos. Está ausente en los Ginglymodi *sensu* López-Arbarello (2012) esto es Semionotiformes y Lepisosteiformes (fósiles y vivientes). Grande y Bemis (1998) sugieren que la pérdida de opistótico observada en *Amia* es independiente. Sin embargo Cavin y Suteethorn (2006) no descartan que pueda tratarse de un carácter derivado para este taxón. El opistótico se encuentra

presente en los Parasemionotiformes (*Watsonulus*) y en los teleósteos primitivos (*Pholidophorus*). Entre los Aspidorhynchiformes está presente en todos los géneros (Brito 1997) y se fusiona al proótico en algunos ejemplares (Brito 1992). Entre los Pachycormiformes ha sido reportado en varios ejemplares (Rayner 1948, Friedman *et al.* 2010) y pudo ser reconocido en algunos de los ejemplares argentinos.

9. *Pterótico* [Friedman 2012a] (0 = Presente, 1 = Ausente). La ausencia o presencia de pterótico en las formas fósiles es difícil de determinar ya que el hueso puede ser muy pequeño y encontrarse dentro de la fosa posttemporal. El pterótico está primitivamente presente en los halecomorfos (p. ej. *Oshunia*, *Ionosocopus*). Está ausente en los semionótidos (*Lepidotes* sp. y *Semionotus elegans*), Lepisosteiformes así como en Amiiformes y Caturidae (Lambers 1992). La ausencia de pterótico en ámidos y catúridos puede ser una sinapomorfía del grupo (véase: Gardiner *et al.* 1996). Entre los Pycnodontiformes el pterótico está ausente en *Mesturus* y *Neoproscinetes* (Gardiner *et al.* 1996). El pterótico está presente en los Parasemionotiformes (*Watsonulus*), en los Teleostei y Pholidophoriformes. Los Pachycormiformes presentan pterótico (Mainwaring 1978, Lambers 1992). Los Lepisosteioidea (*sensu* López-Arbarello 2012) presentan dermopterótico. Entre los Aspidorhynchiformes el pterótico pudo ser individualizado en *Vinctifer* y *Richmondichthys* (Brito 1992, Bartholomai 2004).

10. *Pterótico fusionado con el dermopterótico* [Friedman 2012a] (0 = Ausente, 1 = Presente). En *Discoserra* (Guildayichthyiformes) el pterótico está fusionado con el dermopterótico (Hurley *et al.* 2007). Condición similar se observó en *Elops* e *Hiodon* (Friedman 2012a). En los Pachycormiformes el dermopterótico es independiente. En los Aspidorhynchiformes el dermopterótico está formando parte del complejo óseo fronto-parieto-dermopterótico pero no está fusionado al pterótico.

11. *Intercalar fusionado con el pterótico (autopterótico)* [Friedman 2012a] (0 = Ausente, 1 = Presente). Los teleósteos vivientes *Elops* e *Hiodon* presentan el intercalar fusionado al pterótico, de igual manera, en los Aspidorhynchiformes en los que se conoce y se ha estudiado el neurocráneo (i.e., *Vinctifer* y *Richmondichthys*) hay un autopterótico formado por la fusión de intercalar y

pterótico (Brito 1992, Bartholomai 2004). En *Vinctifer* este hueso ocupa una posición similar a la que ocuparía el epiótico, en *Richmondichthys* es un hueso muy pequeño desarrollado por detrás del opistótico y lateral al epiótico (Bartholomai 2004). En ambos géneros el autopterótico es totalmente independiente de los huesos dérmicos del cráneo. Entre los Pholidophoriformes, *Ph. bechei* presenta autopterótico. Entre los Pachycormiformes no se ha reportado la presencia de autopterótico es decir que pterótico e intercalar permanecen independientes.

12. *Epioccipital* [Friedman 2012a] (0 = Presente y bordeado anteriormente por la fisura craneal, 1 = Epioccipital en contacto con la región ótica). La condición en los Palaeonisciformes es la de presentar el epioccipital y la fisura craneal. En los Guildayichthyiformes (*Discoserra pectinodon*) no se observa un límite claro en la región epioccipital, y toda la región está completamente osificada, no observándose fisura craneal (Hurley *et al.* 2007) y el epioccipital está en contacto con la región ótica, condición similar a lo observado en ámidos, catúridos, semionótidos y teleósteos vivientes, en folidofóridos (*Ph. bechei*) el epioccipital está bordeado anteriormente por la fisura craneal. En los Ichthyodectiformes (*Cladocycclus*), el epioccipital está en contacto con el supraoccipital, postparietales y pteróticos por medio de suturas interdigitadas con lo cual se encuentra en contacto con la región ótica. En los Pachycormiformes Mainwaring (1978) reportó y describió las fisuras craneales (fisura *oticalis ventralis* [ubicada entre la superficie anteroventral del basioccipital y la pared posteroventral del proótico] y la fisura *otico-occipitalis* [encerrada por los exoccipitales parte del basioccipital y el pterótico]) presentes en *P. macropterus* y *P. curtus*. En algunos paucicórmidos se observa la condición primitiva esto es el epioccipital bordeado anteriormente por la fisura craneal. En los Aspidorhynchiformes la región occipital está limitada anteriormente por la fisura *otico - occipitalis* que queda destruida por encima por el foramen para el paso del nervio vago (X) y por detrás por la fusión del basioccipital con la primer vértebra. El epioccipital se extiende por delante hacia la región ótica, de este modo el epioccipital desplaza al pterótico de su posición original (Brito 1997).

En esta región del cráneo, lepisosteidos, ámidos y teleósteos vivientes tienen un sólo hueso. Contrariamente, en los teleósteos basales extintos hay dos (epioccipital y pterótico) (Grande 2010). Patterson (1975) y posteriormente Mainwaring (1978) reportan la ausencia de epioccipitales en *P. macropterus* (Patterson 1975).

13. *Intercalar* [Friedman 2012a] (0 = Presente, 1 = Ausente). El intercalar está presente sólo en ámidos, teleósteos y obaíctidos aunque en estos últimos está fusionado con el exoccipital (Grande 2010). Entre los aspidorrínquidos está presente en todos los géneros. La región occipital del cráneo de los paucicórmidos presenta intercalar. El intercalar está ausente en Semionotiformes y Lepisosteiformes (Cavin y Suteethorn 2006, López-Arbarello 2012, Grande 2010). Los Aspidorhynchiformes presentan el intercalar situado en la unión del autopterótico y opistótico. *Vinctifer comptoni* presenta un gran proceso posterior que se fusiona al autopterótico. En los paucicórmidos el intercalar está presente.

14. *Sobrecrecimiento membranoso del intercalar* [Friedman 2012a] (0 = Endocondral con un sobrecrecimiento membranoso pequeño, 1 = Extenso y de posición media respecto del yugal, 2 = Extenso y de posición lateral al yugal). Tanto *Discoserra* como *Pteronisculus* presentan un sobrecrecimiento membranoso pequeño. Ámidos, catúridos y macrosémidos poseen un sobrecrecimiento marcado. Los paucicórmidos pierden el sobrecrecimiento membranoso del intercalar.

15. *Foramen del nervio vago* [Friedman 2012a] (0=Anterior al exoccipital, 1=Con crecimiento lateral desde el intercalar al margen posterior, 2=Con crecimiento ventral desde el intercalar y lateral al margen lateral, 3=Encerrada por el exoccipital).

16. *Canal craneal lateral* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1= Ausente).

17. *Fosa subtemporal* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).

18. *Fisuras craneales* [Friedman 2012a] (0=Ventral fisura ótica y ótico-occipital confluentes a través de la fontanela vestibular, 1= Las fisuras no persistentes (cerradas), o bien el patrón está oculto por una osificación incompleta).

19. *Relación entre la aorta dorsal y la región del basicráneo* [Friedman 2012a] (0=Encerrada en un canal endoesquelético, 1=Ranura de la aorta

pronunciada, 2=Acomodado en una depresión poco profunda en la línea media ventral de basioccipital, 3=Encerrado en el canal parabasal entre el paraesfenoides y basioccipital).

20. *Ancho de la comisura lateral* [Friedman 2012a] (0=Ensanchada antero posteriormente amplia, 1=delgada o estrecha antero posteriormente).

21. *Relación entre las fosas posttemporal y Bridgei* [Friedman 2012a] (0=Fosa Posttemporal ausente, la fosa Bridgei rudimentaria, 1=Pequeña fosa Posttemporal, fosa Bridgei discreta, 2=Posttemporal la fosa grande, la fosa Bridgei discreta, 3=Fosa Posttemporal comunica con fosa Bridgei).

22. *Canal espiracular* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente).

23 *Vómer(s)* [Friedman 2012a] (0=Pares, 1=Impar).

24. *Cuerpo del paraesfenoides en la región esfenotmoides* [Friedman 2012a] (0=Angosto, 1= Ancho).

25. *Dientes en el paraesfenoides* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente).

26. *Foramen de la carótida interna que atraviesa el paraesfenoides* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).

27. *Foramen de la vena pseudobraquial eferente atravesando el paraesfenoides* [Friedman 2012a] (0=Ausente,1=Presente).

28. *Contribución del rostral a la conformación del margen oral de la boca* [Friedman 2012a] (1=Ausente, 2=Presente).

29. *Rostral y su relación con el nasal* [Friedman 2012a] (0=Tapa que separa los nasales total o parcialmente, 1=Reducido a un tubo).

30. *Rostrodermoetmoides* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente). En los paucicórmidos el borde de la boca está formado por el rostrodermoetmoides y no por el premaxilar que tiene una posición más interna. El rostrodermoetmoides lleva dientes. La interpretación de Patterson (1975) acerca de la evolución y composición del rostrodermoetmoides como fusión del rostral con elementos pares considerados homólogos a los dermoetmoides de teleósteos y un premaxilar homólogo a la parte lateral del premaxilar de formas más primitivas como *Amia* o *Caturus* es un tanto especulativa ya que al no conocerse series ontogenéticas completas de paucicórmidos no se pueden chequear todas las posibles fusiones entre los distintos componentes. El rostrodermoetmoides está

separando los nasales en los paquicórmidos. Contrariamente, algunos “Pholidophoriformes” tienen los nasales en contacto en la línea media siendo esta la condición primitiva y que se encuentra presente en los halecomorfos. En los teleósteos más avanzados y en los aspidorrínquidos, los nasales están separados en la línea media pero por los frontales (en teleósteos) y fronto-parieto-dermopterótico (en aspidorrínquidos). Las estructuras que componen el rostrodermoetmoides en los paquicórmidos son únicas de este grupo y esta estructura no es considerada homóloga del rostro presente en los Aspidorhynchiformes (hipótesis que fuera planteada por Maisey [1991]). Por otro lado, un pequeño rostral está presente en *Leptolepis coryphaenoides* pero los teleósteos jurásicos y los más avanzados no presentan un rostral independiente (Arratia 1999). La presencia de rostrodermoetmoides es considerada una autapomorfía de los paquicórmidos (véase Lambser 1996 p. 257). Asimismo, la presencia de rostrodermoetmoides separando los nasales es una característica única observada en los paquicórmidos.

31. *Extensión del rostrodermoetmoides* [Friedman 2012a] (modificado en este análisis) (0 =Termina en el extremo anterior de la sínfisis mandibular, 1=Forma un rostro pronunciado, 2=Se extiende más allá de la sínfisis mandibíbula inferior pero sin forma rostro pronunciado). Este carácter se utilizó **ordenado**. Entre los distintos géneros de paquicórmidos la longitud del rostrodermoetmoides es variable. La presencia de un rostro pronunciado como el de *Protosphyraena* o *Australopachycormus* podría representar una sinapomorfía que podría vincular a ambos géneros. Asimismo, la presencia de un rostro más o menos pronunciado en otros géneros (*Orthocormus*) representaría un paso evolutivo intermedio entre las formas con largos rostros y las formas sin rostro pronunciado. Un rostro pronunciado se encuentra presente en los Aspidorhynchiformes pero ambas estructuras no son homólogas, en los paquicórmidos el rostro está formado por una extensión del rostrodermoetmoides, mientras que en los aspidorrínquidos es una extensión de los premaxilares. Ambas estructuras no son homólogas y representan convergencias. Un rostro elongado es una notable especialización presente en algunos actinopterigios (p. ej. Xiphiidae) y que está vinculada con estrategias de alimentación y con la dinámica locomotriz del pez. Asimismo, el

complejo temporal conjuntamente con el rostrodermoetmoides elongado se han interpretado como estructuras que habrían facilitado la natación veloz en los paquicórmidos (véase por ejemplo: Weitzel 1930, Bartsch 1988). La condición más común (considerada aquí primitiva) entre los paquicórmidos es la presencia de un rostro no pronunciado más allá de la sínfisis de la mandíbula inferior. Por otro lado, la presencia de un rostro elongado sería el estado derivado del carácter. Siendo una apomorfía a nivel de Pachycormiformes gen. et sp. nov. A. Por otro lado, la presencia de un rostro muy elongado (*Orthocormus*, *Australopachycormus* y *Protosphyraena*) representaría una apomorfía al nivel de *Orthocormus*. Los paquicórmidos edéntulos presentan una reversión al estado primitivo y que podría ser interpretada como una apomorfía del clado (Figura 5.42).

32. *Dientes marginales en el rostrodermoetmoides* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente). Los dientes presentes en el rostrodermoetmoides muestran una cierta variación entre los distintos géneros. *Pachycormus*, *Euthynotus*, *Sauropsis* e *Hypsocormus insignis* tienen sólo dientes marginales en el rostrodermoetmoides. La presencia de grandes colmillos tanto en *Orthocormus* como en Pachycormiformes gen. et sp. nov. A representan especializaciones de estos grupos. La presencia de dientes marginales parece ser la condición primitiva. Sin embargo, muchos géneros presentan colmillos y dientes marginales (p. ej. Pachycormiformes gen. et sp. nov. A). La ausencia de dientes marginales es considerado el estado derivado.

33. *Colmillos paramediales en el rostrodermoetmoides* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente). Como fuera mencionado anteriormente los colmillos están presentes en varios géneros. La presencia de colmillos es considerado el carácter derivado compartido por *Hypsocormus*, *Orthocormus*, *Protosphyraena*, *Australopachycormus* y Pachycormiformes gen. et sp. nov. A.

34. *Postparietales* [Friedman 2012a] (diferente interpretación en este análisis S\*) (0=Pares, 1=Una única osificación en la línea media, 2=Fusionado con otros huesos o interviniendo en la formación de un complejo óseo). Los postparietales, son huesos pares e independientes entre sí que suturan en la línea media en *Pteronisculus*, semionótidos, ámidos, catúridos, folidofóridos y también en los



teleósteos vivientes. Entre los Pachycormiformes pueden ser independientes entre sí, suturando en la línea media en p. ej., *Asthenocormus*, *Rhinconichthys*, *Bonnerichthys*, *Pseudoasthenocormus* y *Notodectes argentinus* condición interpretada como primitiva. Pueden no estar fusionados en la línea media y formando parte del complejo temporal (p. ej., *Orthocomus*, *Pachycormus*, *Hypsocormus* y Pachycormiformes gen. et sp. nov A) condición codificada como 2 o bien formando una única osificación media (*Australopachycormus*, *Protosphyraena*) condición codificada como 1. En los Aspidorhynchiformes tanto “parietales” como “frontales” están fusionados formando el complejo fronto-parieto-dermopterótico y son codificados como 2 (Figura 5.14). La fusión o formación de complejos óseos presente en aspidorrínquidos y paquicórmidos no es homóloga ya que los complejos están formados por distintos huesos (complejo temporal [en paquicórmidos= posttemporal y supratemporal con participación de postparietales], complejo fronto-parieto-dermopterótico [en aspidorrínquidos= fusión de frontales [de la antigua terminología + parietales [de la antigua terminología + dermopteróticos]. Sólo se tiene en cuenta la relación del postparietal con otros huesos del cráneo sin implicar homologías en las estructuras que forman. La presencia de postparietales fusionados en un complejo óseo en aspidorrínquidos y algunos paquicórmidos no está implicando homología sino que son caracteres convergentes en estos grupos. La presencia de postparietales como una única osificación es una autapomorfía de *Protosphyraena* y *Australopachycormus* (Figura 5.43).

35. *Extraescapular independiente* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente).

36. *Cantidad de extraescapulares a cada lado del cráneo* [Friedman 2012a] (0=Simple, 1=Múltiple).

37. *Complejo temporal en el cráneo* [Friedman 2012a] (modificado en este análisis S\*) (0=Ausente, 1=Incipiente, 2=Bien desarrollado). Figura 5.15. Este carácter se utilizó **ordenado**. A diferencia de la codificación establecida por Lambers (1992) [0=ausente, 1=presente, 2= proyectándose hacia adelante], se consideró aditivo y el estado 2 de Lambers (1992) se modificó como “Bien desarrollado”. El carácter se considera aditivo (ordenado) porque la serie de transformación es lineal pero no se considera polarizada con lo cual no queda establecida una condición



plesiomórfica y/o apomórfica. Esto se hizo debido al mayor o menor grado de desarrollo del complejo temporal en los distintos géneros. Con lo cual una distinción entre ellos parecería ser importante. El complejo temporal no se encuentra presente en los miembros del grupo externo, es una autapomorfía de los Pachycormiformes y se considera un carácter derivado de estos peces. Se forma por fusión de supratemporales y posttemporales (Lambers 1992 p. 186) o bien incluye además a “postparietales” y “frontales” (Mainwaring 1978). Está bien desarrollado en *Orthocormus*, *Hypsocormus*, *Protosphyraena*, *Saurostomus* en donde se codificó como 2. Está incipientemente desarrollado en Pachycormiformes gen. et sp. nov. A, *Leedsichthys*, *Euthynotus* y *Asthenocormus* en los cuales se codificó con valor 1. El análisis predice que la condición más derivada es la presencia de un complejo temporal bien desarrollado, conjuntamente estas formas presentan un rostrodermoetmoides bien desarrollado. El desarrollo incipiente sería el estado primitivo del carácter y es convergente en formas edéntulas como *Leedsichthys* y *Asthenocormus* y formas nadadoras pero no veloces nadadoras como por ejemplo *Euthynotus*. La presencia de un complejo temporal incipientemente desarrollado en Pachycormiformes gen. et sp. nov. A así como en *Orthocormus* nov. sp. A (Arratia y Schultze en prensa) podría representar una reversión al estado primitivo. Entre los paquicrómidos edéntulos el análisis predice que el desarrollo incipiente del complejo temporal podría representar una sinapomorfía del clado. Entre los miembros del grupo externo así como entre los aspidorrínquidos, semionótidos, ámidos, teleósteos (fósiles y vivientes) el complejo temporal está ausente (Figura 5.44).

38. *Ornamentación de los huesos del cráneo* (Friedman 2012) [0=Ausente, 1=Presente]. La presencia de ornamentación en los huesos del cráneo es considerado el carácter plesiomórfico del carácter ya que en todos los miembros del grupo externo está presente. Por otro lado la ausencia de ornamentación en los huesos del cráneo es una apomorfía de los paquicórmidos edéntulos y representa una convergencia con los teleósteos (*Hiodon* y *Elops*).

39. *Tipo de ornamentación de los huesos del cráneo* (López-Arbarello 2012) [0=Muy suave representada por tubérculos débiles y sin costillas,

1=Ornamentación más marcada que en el estado anterior, con tubérculos y/o costillas, 2=Muy marcada con fuertes dientes cónicos]. Este carácter se utilizó **ordenado**. Este carácter resulta de la observación e interpretación del carácter 8 de Grande y Bemis (1998) en donde se distinguen dos patrones de ornamentación en los huesos del cráneo de los ácidos (mi traducción: 0=débil y/o fina, 1=fuerte, gruesa). Posteriormente Grande (2010) enuncia un nuevo carácter para distinguir entre la presencia y/o ausencia de grandes dientes cónicos cubriendo los huesos dérmicos del cráneo. Esta condición es rara entre los actinopterigios y está presente sólo en lepisosteidos cretácicos, en el clupeomorfo *Denticeps*, en el paleonisciforme *Coccolepis* y entre los teleosteos actuales en los Loricarioidei. La ornamentación de los huesos del cráneo de los paquicórmidos varía en los distintos géneros, si bien la ornamentación no es muy marcada, algunos géneros presentan tenues tubérculos (p. ej. *Orthocomus*) mientras que otros presentan además de los tubérculos algunas costillas más o menos marcadas (p. ej., Pachycormiformes gen. et sp. nov. A). Por otro lado, *Notodectes argentinus* presenta ornamentación bien marcada con costillas y algunos tubérculos aislados. Asimismo, los aspidorrínquidos presentan un grado diferente de ornamentación en los huesos del cráneo, hecho que fue mencionado por Brito (1997) y que se debe en gran parte al mayor grado de ganoina que cubre los huesos dérmicos en los distintos géneros. Los ejemplares argentinos presentan una ornamentación bien marcada con tubérculos y estrías. El estado primitivo parece ser la presencia de ornamentación más o menos marcada consistente en costillas y/o tubérculos. Los aspidorrínquidos presentan el estado primitivo del carácter. De acuerdo a este análisis, los paquicórmidos tienen ornamentación suave, la presencia de esta ornamentación débil es una apomorfía del grupo; representando además un paralelismo entre los semionótidos (*Macrosemimimus* y *Semionotus*) y los paquicórmidos. Por otro lado, Pachycormiformes gen. et sp. nov. A y *Protosphyraena* presentan una reversión al estado ancestral (ornamentación más o menos marcada consistente en tubérculos y/o costillas). Finalmente, la presencia de ornamentación muy desarrollada consistente en tubérculos y espinas es una autapomorfía de *Dentilepisosteus leavis* (Figura 5.45).

40. *Forma del cráneo en el sector posterior* [Friedman 2012a] (0=Recto o cóncavo, 1=En forma de 'W').
41. *Delgado o agudo proceso posterior en el dermopterótico* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).
42. *Relación del dermoesfenótico con los otros huesos del techo del cráneo* [Friedman 2012a] (0=Articula en bisagra con otros huesos del techo del cráneo, 1=más o menos fusionado con el margen anterior del esfenótico).
43. *Dermoesfenótico formando el borde dorsal de la órbita* [Friedman 2012a] (0=No, 1=Si).
44. *Supraorbitales* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).
45. *Supraorbital anterior unido a los infraorbitales* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).
46. *Suborbitales* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente).
47. *Cantidad de suborbitales presentes* [Friedman 2012a] (0=Dos, 1=Uno, 2=Numerosos). Este carácter se utilizó **ordenado**.
48. *Tamaño de los suborbitales* [Friedman 2012a] (0=Igual o casi igual a los infraorbitales adyacentes, 1=Mucho más grandes que los infraorbitales adyacentes).
49. *Suborbitales solapan ampliamente al preopérculo* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).
50. *Forma de los anteorbitales* [Friedman 2012a] (0=Laminar, si existe proceso anterior, es mínimo, 1=Se estrecha gradualmente hacia adelante conformando un estrecho canal trirradiado, 2=Tubular).
51. *Cantidad de infraorbitales presentes por detrás de la órbita* [Friedman 2012a] (0=Seis o menos, 1=Más de seis).
52. *Infraorbitales delante del anillo esclerótico* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).
53. *Infraorbital 2 con extensión posterior* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente).
54. *Dientes marginales en el dentario* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).
55. *Dientes del dentario con costillas y/o carenas extendiéndose en toda la longitud del diente* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).

56. *Premaxilar* [S\*] [0=Presente, 1=Ausente]. La presencia de premaxilar es generalizada entre los actinopterigios. Sin embargo Lambers (1992) menciona que *Asthenocormus* perdió el premaxilar (véase: Lambers 1992 p. 270).
57. *Premaxilar móvil* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).
58. *Proceso ascendente del premaxilar escotado, con muesca o perforado* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).
59. *Premaxilares que contactan en la línea media* [Friedman et al. 2010] (0=Presente, 1=Ausente, 2=Soldados formando un tubo).
60. *Premaxilares soldados formando un tubo* (Brito 1997). [0=Ausente, 1=Presente] En los aspidorrínquidos, los premaxilares forman un tubo que penetra en la región etmoideal produciendo una estructura inmóvil (Brito 1992, 1997). La presencia de premaxilares fusionados formando un rostro es un carácter derivado único de los aspidorrínquidos y representa una sinapomorfía del grupo.
61. *Premaxilares que forman gran parte del techo (dérmico) en la región del hocico* [Friedman 2012a] (0=No, 1=Si).
62. *Dientes en el premaxilar* [S\*] [0=Presente, 1=Ausente]. La ausencia de dientes es un carácter compartido por los paquicórmidos edéntulos y entre los aspidorrínquidos por *Vinctifer* y *Richmondichthys*. Este carácter es homoplásico (convergencia) y habría surgido independientemente en ambos grupos.
63. *Forma de la dentición premaxilar* [Friedman 2012a] (0=Similares a los del maxilar, 1=Relativamente más grandes que los del maxilar).
64. *Al menos algunos dientes de mayor tamaño en el premaxilar* [S\*] [0=Ausente, 1=Presente] En los ámidos, catúridos, aspidorrínquidos y foliodofóridos los dientes del premaxilar son todos del mismo tamaño no distinguiéndose uno o más dientes de mayor tamaño. Contrariamente en los paquicórmidos de los géneros *Orthocormus*, *Pseudoasthenocormus*, *Hypsocormus*, *Notodectes* y *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A hay un diente de mayor tamaño (más del doble del largo) ubicado en el sector medio del premaxilar. La presencia de al menos un diente de mayor tamaño en el premaxilar es un carácter derivado entre los paquicórmidos. Es probable que el número de dientes de mayor tamaño presentes en premaxilar, así como su inclinación puedan tener importancia a

nivel genérico, por ejemplo la presencia de grandes dientes cónicos en el premaxilar de *Protosphyraena* es una autapomorfía del género (Lambers 1992).

65. *Inclinación de los dientes de mayor desarrollo presentes en el premaxilar* (Lambers 1992) [0=Sin inclinación, 1=Inclinados hacia adelante, 2=Inclinados hacia atrás]. Este carácter surge del carácter número 4 de Lambers (1992) donde el autor distingue entre dientes no ubicados oblicuamente en el premaxilar (estado 0), dientes ubicados en ángulo respecto del premaxilar (estado 1) y “condición de *Asthenocormus*” sin dientes premaxilares por ausencia de premaxilar (estado 2). Como fuera mencionado por Lambers (1992), *Protosphyraena* tiene los dientes inclinados hacia adelante. Sin embargo, Lambers (1992) menciona que sólo “*Hypsocormus macrodon* y *Orthocormus* tienen dientes inclinados hacia atrás pero la observación de los materiales permitió corroborar que tanto *Hypsocormus*, *Pseudoasthenocormus* y *Orthocormus* presentan los dientes inclinados hacia atrás. Asimismo la presencia de dientes de mayor tamaño ubicados perpendicularmente al margen del hueso parece ser un carácter compartido por *Pachycormiformes* gen. et sp. nov A y *Orthocormus* sp. A. De acuerdo a mis observaciones, la presencia de dientes inclinados en el premaxilar es única entre los paquicórmidos y representaría un carácter derivado único de estos peces.

66. *Maxilar* [Friedman 2012a] (0=Fijo e inmóvil, 1=Libre).

67. *Longitud del maxilar* [Friedman 2012a] (0=Largo extendiéndose más allá del sector medio de la órbita, 1=Corto).

68. *Maxilar con proceso articular anterior bien desarrollado* [Grande 2010] (0=Presente, 1=Ausente).

69. *Forma del margen posterior del maxilar* [Friedman 2012a] (0=Recto o convexo, 1=Dentado o con muesca marcada). La presencia de premaxilar con muesca posterior está ampliamente difundida entre los halecomorfos. La condición en los paquicórmidos es la de presentar el margen posterior redondeado o recto siendo este un carácter homoplásico ampliamente distribuido.

70. *Engrosamiento a modo de "cresta" en el borde externo del maxilar* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).

71. *Longitud preorbitaria del rostro* S\* [0=Muy corta, 1=Corta, 2=Larga]. Este carácter se utilizó **ordenado**. La longitud preorbitaria y postorbitaria es variable entre los distintos grupos de peces. La longitud preorbitaria en los teleósteos analizados así como los semionótidos a excepción de *Semionotus elegans*, es muy corta. Los ámidos y catúridos poseen una longitud preorbitaria corta. Entre los aspidorrínquidos, *Belonostomus* tiene la longitud preorbitaria del rostro larga. Sin embargo, *Vinctifer*, *Richmondichthys* y *Aspidorhynchus sanzenbacheri* presentan la longitud preorbitaria corta. Entre los paquicórmidos hay formas con longitud preorbitaria larga (*Rhinconichthys*, *Bonnerichthys*, *Martillichthys*, *Asthenocormus*, *Australopachycormus* y *Protosphyraena*) y formas con longitud preorbitaria corta (*Sauropsis*, *Euthynotus*, *Notodectes*, *Orthocormus*, *Pachycormus* e *Hypscormus*).

72. *Longitud preorbitaria vs. postorbitaria* [Grande 2010] (0=menor a 1,2; igual o mayor a 1,5).

73. *Long mandíbula superior vs. Long mandíbula inferior* S\* [0=Mandíbula superior más corta que mandíbula inferior, 1=Mandíbula superior = que mandíbula inferior, 2=Mandíbula superior + larga que mandíbula inferior]. Este carácter se utilizó **ordenado**. En general en los peces estudiados la longitud de la mandíbula superior vs. mandíbula inferior es igual (ámidos, semionótidos, catúridos y folidofóridos). La presencia de mandíbula superior más larga que la mandíbula inferior parece ser un carácter avanzado y convergente entre formas muy dispares como los lepisosteidos, aspidorrínquidos y paquicórmidos. Los peces que presentan una longitud de la mandíbula superior más corta que la inferior son los ictiodéctidos (*Cladocycclus*), entre los paquicórmidos (*Saurostomus*, *Pseudoasthenocormus*) y entre los aspidorrínquidos, *Richmondichthys* (Figura 5.16).

74. *Supramaxilar* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).

75. *Posición del supramaxilar* [Friedman 2012a] (0=Dorsal al maxilar, 1=Posterodorsal al maxilar) La posición postero-dorsal del supramaxilar es un carácter compartido por aspidorrínquidos y paquicórmidos representando un carácter único derivado que los estaría relacionando filogenéticamente (Figura 5.46). La posición del supramaxilar y la posibilidad de que estuviera relacionando a ambos grupos fue notada por otros autores (véase Maisey 1991 y Lambers

1992). Asimismo, la posición del supramaxilar en estos peces es completamente diferente a la que se observa en teleósteos primitivos y halecomorfos, los foliodóridos y teleósteos más avanzados poseen dos supramaxilares.

76. *Predentario* [Brito 1997] (0=Ausente, 1=Presente). La presencia de predentario es un carácter derivado único de los aspidorrínquidos representando una sinapomorfía del grupo.

77. *Tamaño relativo del predentario* S\* (0=Diminuto, 1=Pequeño, 2=Grande). Este carácter se utilizó **ordenado**. El predentario es una autapomorfía del Orden Aspidorhynchiformes y el tamaño de este hueso es un carácter que permite diferenciar los géneros de aspidorrínquidos. Un predentario diminuto está presente en *Richmondichthys* (Bartholomai 2004) y parece ser una autapomorfía del género, *Belonostomus* presenta un predentario grande mientras que *Aspidorhynchus* y *Vinctifer* un predentario pequeño (el tamaño del predentario de *Aspidorhynchus* puede ser mayor al presente en *Vinctifer* pero nunca es tan grande como el de *Belonostomus*) (Figura 5.16).

78. *Extremo anterior del dentario curvado hacia arriba por desarrollo de placas o huesos coronoideas/os* S\* (0=Ausente, 1=Poco marcado, 2=Muy marcado). Este carácter se utilizó **ordenado**. Las placas coronoideas se ubican en la cara interna del dentario. Están presentes en los paquicórmidos (Patterson 1977, de Pinna 1996, Lambers 1992, esta tesis), en aspidorrínquidos jurásicos (Arratia 1999, esta tesis), en algunos foliodóridos (Gardiner *et al.* 1996). La presencia o ausencia de placas coronoideas en *Pholidophorus bechei* no está del todo clara (Arratia 1999). La ausencia de huesos coronoides en la mandíbula inferior fue considerada por de Pinna (1996 carácter 184 [1]) como un carácter sinapomórfico de Teleostei. No pudo determinarse la presencia y/o ausencia de placa coronoidea en *Vinctifer* ni *Richmondichthys* sin embargo Arratia (1999) menciona que la ausencia de placa coronoidea es un carácter compartido por *Vinctifer*, los picnodóntidos y teleósteos. Por otro lado, algunos géneros de paquicórmidos presentan el extremo anterior del dentario curvado hacia arriba, esta curvatura se forma por el desarrollo de una gran placa coronoidea anterior. La curvatura anterior del dentario es muy marcada en algunos géneros (*Saurostomus*, *Orthocormus*, *Notodectes*, *Pseudoasthenocormus* y



*Australopachycormus*). Sin embargo, el dentario no tiene una curvatura muy marcada en *Hypsocormus*, *Pachycormus* y *Sauropsis*. En *Euthynotus* y *Ohmdenia* el dentario es recto no exhibiendo ningún tipo de curvatura. Los aspidorrínquidos que presentan placa coronoidea anterior, no presentan el extremo anterior del dentario curvado. Los catúridos, ámidos y semionótidos no tienen el extremo anterior del dentario curvado y poseen numerosas placas coronoideas pequeñas.

79. *Dientes en el dentario* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente). (Figura 5.47). La ausencia de dientes en el dentario es un carácter compartido por los paquicórmidos edéntulos y entre los aspidorrínquidos por *Richmondichthys sweeti*. Asimismo se interpreta que este carácter ha surgido independientemente en ambas formas.

80. *Cantidad de hileras de dientes en el dentario* [Friedman 2012a] (0=Hilera labial más lingual, 1=Hilera simple).

81. *Forma de los dientes más anteriores del dentario* [Friedman 2012a] (0=Similares a los posteriores, 1=Grandes, colmillos procumbentes).

82. *Surangular* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente).

83. *Placa coronoidea* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente). La presencia de placas coronoideas en los paquicórmidos y aspidorrínquidos es un carácter que estaría vinculando a ambos grupos. Asimismo, la presencia de placas coronoideas distingue a estos grupos de los teleósteos donde están ausente.

84. *Forma de la placa coronoidea anterior* [Friedman 2012a] (0= No abultada o hinchada, 1=Abultada o hinchada).

85. *Dientes de la placa/s coronoidea/s* [Grande 2010] (0=Pequeños, cónicos y agudos, 1=Al menos un diente grande y agudos, más pequeños, 2=Robustos pero romos).

86. *Proceso coronoideo* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).

87. *Prearticular* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente).

88. *Dientes en el prearticular* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente).

89. *Articulación de la mandíbula inferior con el suspensorio y su relación con la órbita* (0=Bien por detrás de la órbita, 1=Debajo o anteriormente a la órbita). Este carácter fue planteado por Friedman (2012a) como “*Position of jaw joint*” (carácter 76 de la matriz de datos de Friedman 2012a) basándose seguramente



en la diagnosis de *Martillichthys renwickae* realizada por Liston (2004 p. 191). Liston (2004) hace referencia a la articulación mandibular y su relación con la órbita. Considero que el carácter esbozado por Friedman (2012a) no es informativo tal y como está planteado y es reformulado en esta tesis haciendo referencia a la articulación de la mandíbula inferior con el suspensorio y su posición respecto órbita. Friedman (2012a) codifica a *Asthenocormus titanius* con el estado 1 [articulación ubicada debajo o anteriormente a la órbita], pero aunque el material efectivamente parece presentar ese estado de carácter hay que destacar que los huesos han sufrido deformación *post-mortem*.

90. *Hiomandibular* [Friedman 2012a] (0=Fuertemente constreñido con márgenes anterior y/o posterior cóncavos, 1=Constricción poco marcada, margen anterior y posterior casi rectos).

91. *Cuadradojugal* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente).

92. *Doble articulación (cuadrado-simpléctico) S\** (0=Presente, 1=Ausente). La pérdida de conexión entre el simpléctico y el preopérculo y la ubicación del simpléctico en un surco en la cara interna del cuadrado se considera una sinapomorfía de teleósteos (véase: de Pinna 1996, Patterson 1977). La doble articulación cuadrado simpléctico en la mandíbula inferior es una característica de los halecomorfos (Grande y Bemis 1998). Entre los paquicórmidos el simpléctico no está ubicado en un surco del cuadrado y no tiene relación con el preopérculo (Arratia 1999). De acuerdo con Brito (1997), en *Vinctifer*, el simpléctico no se ubica en la cara interna del cuadrado sino posteromedialmente, condición similar a la observada en *Amia calva*. Una condición similar se observó en *Aspidorhynchus acutirostris* (JM 1997 III 6, Figura 5.17) y en *Belonostomus speciosus* ASVIII 069 (observación personal Figura 5.18) en donde el simpléctico está participando en la articulación de la mandíbula inferior (Figura 5.48). La doble articulación mandibular es un carácter primitivo.

93. *Ubicación del simpléctico en relación al cuadrado y a la articulación mandibular* [Friedman 2012a] (0=En la parte interna o media del cuadrado, 1=Detrás del cuadrado y sin contacto con el preopérculo, 2=Detrás del cuadrado pero con un proceso que lo contacta con el preopérculo).

94. *Cuadrado con proceso posteroventral elongado* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).

95. *Participación del ectopterigoides en la conformación del paladar* [Friedman 2012a] (0=Conforma menos de la mitad, 1=Conforma la mayor parte).

96. *Contacto entre entopterigoides y dermopalatino* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente).

97. *Forma del preopérculo* [S\*] [diferente interpretación] (0=Más o menos recto[elongado dorsoventralmente], 1=En forma de medialuna, 2= triangular, 3=En L). Este carácter se utilizó **ordenado**. Surge como una interpretación diferente del carácter 21 de Brito (1997). Brito (1997) considera y codifica dos estados para la forma del preopérculo que son: preopérculo en forma de medialuna (0) y con dos ramas (1). Sin embargo existen variantes a esas dos morfologías básicas tanto en los taxones que conforman el grupo interno de estudio como en el grupo externo. Algunas diferencias morfológicas fueron tenidas en cuenta por otros investigadores (véase: López-Arbarello 2012, Grande 2010). El preopérculo de los catúridos y ámidos tiene forma de medialuna con la rama ventral poco definida (Grande y Bemis 1998, fig. 50, situación similar a la observada en la mayoría de los “semionotiformes” (*sensu* López-Arbarello 2012)). El preopérculo de los paquicórmidos presenta la típica forma de medialuna descrita anteriormente (Figura 5.19). Entre los aspidorrínquidos, si bien se observa un preopérculo de tipo triangular, el triángulo varía entre los distintos géneros; en *Vinctifer*, *Richmondichthys* y *Aspidorhynchus* es netamente triangular y el margen anterior del preopérculo es casi recto. Contrariamente, en *Belonostomus* la morfología del preopérculo es variable, encontrándose formas con preopérculo netamente triangular, esto es con el margen anterior recto y formas con preopérculo en forma de L (Figura 5.20), asimismo el desarrollo de ambas ramas puede ser igual o bien la rama dorsal está un poco más desarrollada que la ventral. Los lepisosteidos exhiben un preopérculo en forma de L, similar al presente en algunos aspidorrínquidos pero en donde la rama ventral está más desarrollada que la lámina dorsal (véase: Grande 2010).

98. *Morfología general del preopérculo* [Friedman 2012a] (0=Con un amplio borde dorsal, 1=Con un angosto proceso ascendente).

99. *Canal preopercular* [S\*] (0=Con ramificaciones, 1=Simple) El preopérculo en los teleósteos “semionótidos” ámidos y catúridos tiene un canal sensorial principal del cual radian canales secundarios que generalmente son más numerosos en la rama ventral del canal principal. En los paquicórmidos, el preopérculo tiene un canal sensorial principal con pocas y tenues ramificaciones en el sector ventral. Los aspidorrínquidos presentan el preopérculo con canalículos que se ramifican desde el canal principal central, las cuales en algunos casos están muy bien desarrolladas. Sin embargo, los ejemplares argentinos estudiados presentan un canal sensorial simple sin ningún tipo de ramificaciones accesorias y esto podría representar una sinapomorfía de los taxones argentinos. (Figura 5.21).

100. *Canal accesorio en el preopérculo* [S\*] (0=Ausente, 1=Presente) Los géneros de aspidorrínquidos *Aspidorhynchus* y *Belonostomus* presentan canal sensorial accesorio el cual se ubica dorsalmente al canal sensorial principal en el ángulo de unión de ambas ramas, ventral y dorsal (Figura 5.22). Este canal tiene forma de media luna y en algunos casos (cf. *Belonostomus* sp.) se encuentra dividido en dos. El canal accesorio no contacta con el canal principal. Entre los materiales argentinos estudiados no hay canal accesorio secundario con lo cual esto podría tratarse de un carácter exclusivo de la especie. Asimismo no existe canal preopercular sensorial secundario en ninguno de los ejemplares estudiados (catúridos, ámidos, “semionótidos”, lepisostéidos, teleósteos, paquicórmidos), ni en el grupo externo con lo cual la presencia de canal sensorial accesorio en el preopérculo podría representar una sinapomorfía del orden con una reversión en las especies argentinas.

101. *Proyección dorsal del subopérculo entre el preopérculo y el opérculo* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).

102. *Relación entre el desarrollo del margen ventral y dorsal del preopérculo (en L)* [Grande 2010] [modif. S\*] (0=Margen ventral y dorsal iguales o casi iguales, 1=Margen ventral mucho más desarrollado que el dorsal). Este carácter surge de la reinterpretación del carácter de Grande (2010) relacionado al desarrollo del margen ventral del preopérculo en los lepisosteidos. En *Belonostomus* el preopérculo tiene forma de L y ambas ramas, dorsal y ventral, tienen

aproximadamente el mismo desarrollo. Contrariamente los lepisosteidos presentan la rama ventral más desarrollada que la dorsal.

103. *Hipohial* [Friedman 2012a] (0=Osificación simple, 1= Osificación par) El hipohial está representado por una osificación simple en los actinopterigios primitivos, incluyendo ámidos y lepisosteidos. Los paquicórmidos, al igual que los aspidorrínquidos y *Pholidophorus bechei* tienen un hipohial impar (Wenz 1968, Arratia 1999). En la mayor parte de los teleósteos fósiles y vivientes el hipohial es una osificación par y esto ha sido considerado una sinapomorfía de *Leptolepis coryphaenoides* y los teleósteos más avanzados (Patterson 1977, Arratia 1999).

104. *Placa Gular* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente).

105. *Número de hipobranquiales* [Friedman 2012a] (0=Tres, 1=Cuatro).

106. *Proceso uncinado del epibranquial* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).

107. *Relación entre las bases de la aleta dorsal y anal* [Friedman 2012a] (0=Base de la a. dorsal anterior a la aleta anal, 1=Solapamiento de las bases de la dorsal y la anal, 2=Base de la anal anterior a la dorsal). Este carácter se utilizó **ordenado**.

108. *Posición de las aletas dorsal y anal* [S\*] (0=Normal, 1=Retrasadas) Los aspidorrínquidos tienen las aletas dorsal y anal muy retrasadas, condición compartida con el lepisosteido *Dentilepisosteus leavis*. La posición de las aletas está relacionada con el tipo de natación.

109. *Aleta anal* [S\*] (0=Presente, 1=Ausente) Entre los paquicórmidos, *Asthenocormus* no presenta aleta anal, lo cual parece representar una autapomorfía del género.

110. *Forma de la aleta anal* [Lambers 1992] (0=Triangular, 1=Falcada).

111. *Segmentación de los lepidotricos de la aleta caudal* [Friedman 2012a] (0=Segmentados, 1=No segmentados).

112. *Autocentro formando la mayor parte del cuerpo de la vértebra. Modificado de Friedman 2012a* (0=Ausente, 1=Presente). Figura 5.49

Este carácter fue modificado del original de Friedman (2012a) ya que la forma en la que fue enunciado por el autor "*Ossification of vertebrae*" resulta confusa al momento de codificar el carácter. Una vértebra está formada por el centro o cuerpo vertebral más el arco neural su espina, las parapofisis y el arco hemal con

su espina (Arratia *et al.* 2001 p. 103). El centro o cuerpo vertebral está representado por tejido mineralizado, calcificado u osificado. Recibiendo distinto nombre de acuerdo a su origen embriológico: cordacentro en actinopterigios es la estructura que se forma por mineralización de la vaina media (fibrosa) de la notocorda (está presente en diferentes grupos de actinopterigios). El arcocentro es la estructura que se forma por osificación del cartílago que se extiende desde las arcualias y rodea a la notocorda (está presente en todos los actinopterigios). El autocentro es el centro o parte de él que se formó por fuera de la vaina elástica de la notocorda y por osificación directa (característico de teleósteos) (véase: Arratia y Schultze 1986, 1988, 1989, Arratia *et al.* 2001).

En el presente estado del conocimiento no hay ningún representante del Orden Pachycormiformes que posea autocentro osificado. Todos los paquicórmidos poseen arcocentros bien formados que incluso en el sector caudal están muy desarrollados (Figura 5.23B y véase: Arratia y Lambers 1996 p.195 fig. 1 y numerosas figuras en el texto). Asimismo muchos paquicórmidos (*Euthynotus*, *Sauropsis*, *Pachycormus* y *Saurostomus*) presentan cordacentro de mayor o menor desarrollo (Figura 5.23 y véase: además Lambers 1992 y Arratia y Lambers 1996 p. 204 fig. 8). Así, un centro vertebral formado por autocentro está ausente en estos peces pero presente en los teleósteos. Friedman (2012a) utiliza este carácter y considera que al menos *Euthynotus* presenta centros vertebrales osificados. Sin embargo, por lo que he podido analizar *Euthynotus* posee cordacentro y arcocentro, no autocentro (Figura 5.23A Lambers 1992, Arratia y Lambers 1996). Con lo cual se codificó el carácter con estado 0 (=ausencia de autocentro formando la mayor parte del cuerpo de la vértebra). Por otro lado, Friedman (2012a) codifica a *Pachycormus* spp. como polimórfico, sin embargo en los ejemplares examinados no hay presencia de autocentro, si de cordacentro y arcocentro (Figura 5.23B-C), con lo cual el carácter se codificó como 0 (=ausencia de autocentro formando la mayor parte del cuerpo de la vértebra).

Entre los Aspidorhynchiformes el cuerpo de la vértebra está formado por el crecimiento lateral del arcocentro que termina rodeando la notocorda o bien por la participación de cordacentro y arcocentro (Arratia 1999). La presencia de un centro vertebral formado por cordacentro y la parte basal del arcocentro rodeada

por autocentro es una sinapomorfía de *Leptolepis coryphaenoides* más los teleósteos avanzados (véase: Arratia 1999 p. 301). Por otro lado, Friedman (2012a) codificó presencia de osificación de vértebras en *Pholidophorus bechei* y *Caturus*. Sin embargo y de acuerdo a la literatura disponible, *Pholidophorus bechei* (Patterson 1968, Arratia y Schultze en prensa) y *Caturus* (Lambers 1992, Grande y Bemis 1998, observación personal) no poseen autocentros osificados.

Autocentro, cordacentro y arcocentro no deben ser consideradas estructuras homólogas porque tienen distinto origen embriológico.

113. *Vértebras opistocélicas* [Friedman 2012a] (0=Ausentes, 1=Presentes).

114. *Diplospondilia en segmentos vertebrales caudales* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).

115. *Epineurales elongados* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).

116. *Escudo en el lóbulo dorsal de la aleta caudal* [S\*] (0=Ausente, 1=Pequeño escudo precediendo el lóbulo dorsal, 2=Gran escudo precediendo el lóbulo dorsal de la aleta caudal). Este carácter se utilizó **ordenado**. Los escudos se definen aquí siguiendo el criterio de Arratia (2008a). La presencia de escudos en el lóbulo dorsal de la aleta caudal es una condición común presente en muchos actinopterigios fósiles y en algunas formas vivientes. La presencia de escudos es considerada por Arratia (2008a p. 86) un carácter primitivo mientras que la pérdida de los mismos es la condición derivada. La morfología y tamaño del escudo varía entre los distintos grupos. Algunos paquicórmidos presentan grandes y elongados escudos (entre 8 y 10 vértebras de largo), en el lóbulo dorsal (Figura 5.24A). Algunos aspidorrínquidos tienen un pequeño escudo en el lóbulo dorsal de la aleta caudal (Figura 5.24B). En la mayoría de los grupos, los escudos están cubiertos por ganoina (aspidorrínquidos, catúridos) pero en los paquicórmidos los escudos no tienen ganoina.

117. *Escudo en lóbulo ventral de la aleta caudal* [S\*] (0=Ausente, 1=Presente) La presencia de escudos en el lóbulo ventral de la aleta caudal es una condición común entre los actinopterigios aunque a menudo resulta difícil establecer su presencia debido a la preservación. Los escudos están ausentes en casi todos los Pycnodontiformes (a excepción de *Proscinetes elegans*) y en la mayoría de los teleósteos actuales a excepción de los elopiformes y albúlidos (Forey 1973,

Schultze y Arratia 1988), ostariofisos basales. Los euteleósteos pierden los escudos de la aleta caudal. Sin embargo entre los teleósteos fósiles tanto escudo dorsal como ventral están presentes en numerosas especies (p. ej., *Anaethalion knorri* [Arratia 2008a fig. 6], *Leptolepis coryphaenoides*, *Tharsis dubius*, *Ascalabos voithii*). Los folioforiformes *Pholidophorus latiusculus* y *Ph. bechei* (Arratia 2008a fig. 9) tienen escudo ventral bien desarrollado. El escudo del lóbulo ventral es generalmente más pequeño que el presente en el lóbulo dorsal aunque en algunos casos, en donde el escudo del lóbulo dorsal no es muy grande, ambos escudos pueden tener tamaños similares e incluso iguales. Entre los paucicórmidos el escudo en el lóbulo ventral parece estar ausente. Entre los aspidorrínquidos el escudo en el lóbulo ventral está presente en *Aspidorhynchus* y *Belonostomus*, la presencia/ausencia de esta estructura no pudo ser comprobada en *Vinctifer* ni *Richmondichthys*.

118. *Escamas altamente modificadas (scaly caudal apparatus de Arratia y Schultze en prensa) cubriendo las bases de la mayoría de los fulcros basales dorsales y radios principales de la aleta caudal S\** (0=Ausente, 1=Presente). El carácter 100 de la matriz de Friedman (2012a) "*Lateral keels of caudal peduncle (greatly expanded urodermals)*" fue eliminado en este análisis por resultar ambiguo en su descripción. Se lo reemplazó por este nuevo caracter que se ilustra en la Figura 5.25. La presencia de escamas altamente modificadas es un caracter derivado dentro de los paucicórmidos y que estaría vinculado a la locomoción.

119. *Presencia de fulcros marginales (=fringing fulcra) en el margen del lóbulo epiaxial o hipoaxial de la aleta caudal [S\*]*. (0=Presente, 1=Presente) La fulcra marginal se define aquí siguiendo el criterio de Arratia (2008a). Está ausente en los teleósteos vivientes a excepción de *Megalops*, sin embargo en muchos teleósteos fósiles está presente. De igual manera puede encontrarse en ambos lóbulos de la aleta caudal o bien en uno u otro. El término fulcra marginal [=fringing fulcra] se ha aplicado a diferentes estructuras (véase: Arratia 2009). Tanto paucicórmidos como aspidorrínquidos tienen fulcra marginal [=fringing fulcra] en la aleta caudal (véase: Figura 4.77). La fulcra marginal está ausente en casi todos los teleósteos vivientes y en los ictiodectiformes (*Cladocycclus*). La ausencia de fulcra marginal en *Amia* es una sinapomorfía del género. La presencia



de *fringing fulcra* es un carácter primitivo y la pérdida de esta estructura un carácter derivado. Asimismo al estar distribuido en una gran variedad de formas es un carácter homoplásico.

120. *Tipo de fulcros marginales (=fringing fulcra) en el margen del lóbulo epiaxial y/o hipoaxial de la aleta caudal* [S\*] [(0=Patrón B (pequeños elementos ubicados entre el segmento terminal de los lepidotricos procurentes y el radio principal marginal), 1=Patrón C (pequeños elementos pares que se desarrollan en la superficie del radio principal marginal del borde de la aleta)] La fulcra marginal está asociada a las aletas pares e impares y se distribuye en el margen de la misma. Puede estar compuesta por pequeños elementos algo hinchados o abultados, como pequeñas espinitas, lanceolados o en forma de punta de flecha. Arratia (2008a, 2009) distinguió y caracterizó tres patrones de composición. Entre los halecomorfos, los catúridos y fúridos presentan el estado intermedio esto es el patrón B, igualmente los “folidoforiformes” (*Eurycormus*). Los aspidorrínquidos tienen fulcra marginal en ambos lóbulos de la aleta caudal, esta fulcra es de tipo C. Los teleósteos basales también tienen fulcra marginal (patrón C), pero en algunos individuos (p. ej., *Leptolepis coryphaenoides*), esta sólo está presente en el lóbulo dorsal de la aleta caudal. En algunos aspidorrínquidos cada fulcro marginal es elongado. Contrariamente, en los teleósteos basales cada fulcro es una pequeña estructura espinescente e incluso algunos teleósteos sólo poseen un fulcro marginal (p. ej., *Tharsis*). La fulcra marginal está ausente en los teleósteos actuales a excepción de *Megalops*. Los paquicórmidos tienen fulcra marginal de tipo B como la presente en los halecomorfos.

121. *Fulcros marginales en el margen de la aleta pectoral* [S\*] (0=Presente, 1=Ausente) Entre los halecomorfos en los catúridos y fúridos es común la presencia de fulcra marginal en la aleta pectoral. En *Amia* la fulcra marginal está ausente. En los folidofóridos está presente (*Pholidophorus bechei*) y entre los “folidoforiformes” está presente en *Siemensichthys*. No hay fulcra marginal en la aleta pectoral de los ictiodectiformes. En la mayoría de los paquicórmidos estudiados se observó la presencia de fulcra marginal en el margen de la aleta pectoral. En ningún aspidorrínquido pudo observarse la presencia de fulcra marginal en la aleta pectoral.



122. *Arcocentros neurales y "uroneurales" expandidos lateralmente* [S\*]  
(0=Ausente, 1=Presente).

La presencia de "uroneurales de tipo peculiar" fue utilizada por Patterson (1968) al describir el esqueleto caudal de *La Pachycormus curtus*. Sin embargo, Lambers (1992) y Arratia y Lambers (1996) observaron elementos impares así como elementos pares derivados tanto de vértebras urales como de vértebras preurales a los cuales denominaron *uroneurals-like*. Recientemente Arratia y Schultze (en prensa) homologan los "uroneurales de tipo peculiar" (Patterson 1973), "arcos neurales urales modificados como uroneurales" (Patterson 1977) y los *uroneurals-like* con las espinas neurales (que son elementos impares) de la región preural. En otras palabras los elementos presentes en el ejemplar estudiado por Arratia y Schultze (en prensa) son impares y corresponden a las espinas neurales de los centros preurales. Los uroneurales verdaderos, presentes en los teleósteos, representan los arcos neurales elongados de las vértebras urales, es decir que son elementos de origen par derivados de los centros urales no preurales (Patterson 1977, Arratia 1999). En los paquicórmidos examinados en esta tesis se han observado "uroneurales" impares, derivados tanto de centros vertebrales preurales como de centros urales. En los paquicórmidos los "uroneurales" están expandidos lateralmente y los extremos están aguzados. Las expansiones laterales de estos elementos son interpretadas como especializaciones para aumentar la rigidez de la cola en la zona del pedúnculo caudal lo cual podría facilitar el movimiento veloz en las formas nadadoras rápidas (Figura 5.26).

Los aspidorrínquidos no presentan expansiones laterales en los "uroneurales".

123. *Uroneurales verdaderos=arcos neurales urales pares* [P73, P77, H, F12]  
(0=Ausente, 1=Presente). Figura 5.50.

Como fuera mencionado anteriormente, los paquicórmidos no presentan una estructura homologable a los uroneurales presentes en los teleósteos. Es decir que no exhiben una modificación de los arcos neurales de las vértebras urales. Friedman (2012a), homologó los uroneurales de teleósteos con los presentes en paquicórmidos. El carácter 101 de su matriz está codificado como presente tanto

en *Elops* e *Hiodon* (teleósteos) como en *Hypsocromus insignis*, *Orthocormus* sp., *Euthynotus*, *Protosphyraena* y *Saurostomus esocinus*.

En esta tesis se considera que los paquicórmidos no presentan uroneurales homólogos a los presentes en teleósteos. La estructura presente en los paquicórmidos es impar y está formada por la espina neural más el arco de vértebra preural y/o ural. Según Brito (1999), los aspidorrínquidos presentan uroneurales y “uroneurales”, asimismo esta condición difiere en las distintas especies analizados. Entre los ejemplares de aspidorrínquidos analizados en esta tesis se observó también la presencia de “uroneurales”.

124. *Algunos arcos neurales preurales modificados como "uroneurales"* [S\*] (0=Ausente, 1=Presente).

Este carácter corresponde al carácter 117 de Arratia (2008b) “*Some preural neural arches modified as uroneural-like bones*” Arratia codifica como presente esta modificación en *Aspidorhynchus* y *Belonostomus*, mientras que la codifica como ausente en *Vinctifer*. Brito (1999) señala la presencia en los aspidorrínquidos tanto uroneurales de teleósteos (modificaciones pares de los arcos neurales de la vértebras urales) como “uroneurales” (modificaciones de los arcos neurales de las vértebras preurales más la espina neural). Los “uroneurales” de paquicórmidos son estructuras impares (espinas neurales) consecuentemente se codificó este carácter con valor 0 para los paquicórmidos.

125. *Placa hipural* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente) (Figura 5.28).

126. *Forma de la placa hipural* [Friedman 2012a] (0=Romboidal, 1=Ovalada).

127. *Mayor parte de la placa hipural con una muesca posterodorsal (fusión incompleta de con hipurales accesorios)* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente).

128. *Clavícula* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente).

129. *Ala media del cleitro* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).

130. *Supracleitro* [Friedman 2012a] (0=Amplio, 1=Delgado).

131. *Uno o más postcleitros* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).

132. *Osificación endoesqueletaria de la cintura pectoral reducida al mesocoracoides* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).

133. *Propterigio de la aleta pectoral* [Friedman 2012a] (0=Libre, 1=Fusionado al primer radio de la aleta pectoral). Figura 5.51. Este es un carácter ha sido planteado por Patterson (1977) como una sinapomorfía de los teleósteos. Friedman (2012a carácter 111) utiliza el estado de carácter 1 (fusionado al primer radio de la aleta pectoral) en *Hypsocormus tenirostris*, *Orthocormus* sp., *Pachycormus* sp y *Protosphyraena*. Sin embargo, el propterigio no parecería estar fusionado al primer radio de la aleta pectoral en *Protosphyraena* o *Hypsocormus tenuirostris* (véase: Woodward 1908) Además, en los paquicórmidos examinados por Arratia y Lambers (1996) el propterigio está libre (véase: Arratia 1999 p. 301). Por otro lado Brito (1997) considera que el propterigio está libre en la familia Pachycormidae.

Friedman (2012a) codificó con [?] el carácter en *Elops hawaiiensis* pero esta especie presenta el propterigio fusionado al primer radio de la aleta pectoral (véase: Arratia 1999, 2000b, 2008a: figs. 38A, B, 39).

En los aspidorrínquidos y paquicórmidos examinados en esta tesis el propterigio se encuentra libre, no fusionado con el primer radio de la aleta pectoral (0=Libre).

134. *Morfología de los lepidotricos de la aleta pectoral* [Friedman 2012a] (0=Cilíndricos, 1=Extremo distal ensanchado, proximal angosto).

135. *Aletas pectorales tipo guadaña con lepidotricos segmentados sólo distalmente (si hay segmentos presentes)* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).

136. *Grado de fusión de los lepidotricos a lo largo del margen de la aleta pectoral* [Friedman 2012a, S\*diferente interpretación] (0=Ausente, 1=Parcial [sólo los 2-3 primeros permanecen libres en la parte basal], 2=Completa). Este carácter se utilizó **ordenado**. El carácter surge del desglose del enunciado por Friedman (2012a) “Complete fusion of fin rays along length of leading edge of pectoral fin” carácter con dos estados (0=ausente, 1=presente). En este nuevo estudio pudo determinarse que los teleósteos, halecomorfos y aspidorrínquidos no presentan fusión de lepidotricos en la aleta pectoral. Sin embargo entre los paquicórmidos la condición es diferente ya que algunos ejemplares presentan fusión completa de lepidotricos mientras que otros exhiben fusión parcial de los mismos).

137. *Lepidotricos de la aleta pectoral bifurcados* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente).
138. *Bifurcación en "Y" de los lepidotricos de la aleta pectoral* [Friedman *et al.* 2010] (0=Ausente, 1= Presente).
139. Segmentación de los lepidotricos de la aleta pectoral [Friedman *et al.* 2010] (0=Presente, 1=Ausente).
140. *Aletas pélvicas* [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente).
141. *Posición de las aletas pélvicas* [Friedman 2012a] (0=En el punto medio o medio posterior entre la anal y la pectoral, 1=Anterior al punto medio entre la anal y pectoral).
142. Escamas [Friedman 2012a] (0=Presente, 1=Ausente). La ausencia de escamas es una sinapomorfía de los paquicórmidos edéntulos.
143. *Tamaño general de las escamas del cuerpo* [S\*] (0=Mayores a 2mm, 1=Menores a 2mm). A pesar de su tamaño corporal a veces muy grandes, los paquicórmidos se caracterizan por presentar escamas muy pequeñas e incluso por no tener escamas en el cuerpo. Esta condición es considerada derivada para este grupo de peces, sobre todo en las formas nadadoras activas en las cuales el tamaño reducido de las escamas juega un papel importante en la reducción de la fricción. Además este carácter fue observado por Lambers (1992) en los géneros *Orthocormus* e *Hypsocormus*. Asimismo fue tenido en cuenta por Wagner (1860) en el establecimiento del grupo denominado Microlepidoti.
144. *Escamas de la línea lateral* [S\*] (0=Iguales a las dorsales y ventrales, 1=Más grandes que las dorsales y ventrales) La condición primitiva en los actinopterigios es la de presentar las escamas de la línea lateral iguales a las inmediatamente dorsales y ventrales. La condición derivada está presente en los aspidorrínquidos en los cuales las escamas de la línea lateral son más grandes que las dorsales y ventrales. Asimismo, las escamas de los laterales del cuerpo tienen distinto desarrollo en los distintos géneros de aspidorrinquíformes.
145. *Hileras de escamas en los flancos* [S\*] (0=todas iguales, 1=dos hileras más grandes pero la superior tres veces más alta que la inferior, 2=tres hileras pero de tamaño similar, 3=tres hileras de escamas laterales en las cuales las de la hilera media son mayores que la inmediatamente superior e inferior. La condición

comúnmente observada entre los actinopterigios es la de presentar todas las escamas de los flancos del mismo tamaño, considerada aquí el estado plesiomórfico. Contrariamente en los aspidorrínquidos el tamaño de las escamas varía entre los distintos géneros. Así por ejemplo *Vinctifer* y *Richmondichthys* presentan dos hileras de escamas en los flancos que son más altas que anchas pero las de la hilera superior son tres veces más altas que las de la hilera inferior. *Aspidorhynchus* tiene las escamas de los flancos en tres hileras en donde las escamas de cada hilera tienen el mismo o similar entre sí y en relación a las hileras vecinas. *Belonostomus* tiene 3 hileras de escamas en donde las escamas de la línea lateral (hilera media) son más altas que las de las hileras inmediatamente superior e inferior, además el tamaño de las escamas de estas dos últimas hileras son iguales o casi iguales entre sí.

146. *Tipo de escama* [S\*] (0=Ganoidea-[Lepisosteoide y/o Paleoniscoidea], 1=Ganoidea pero con estrías similares a una escama amioide, 2=Elasmoidea-[tipo amioide]) Las escamas elasmoideas son exclusivas de teleósteos por encima del nivel de *Pholidophorus* y como tales definen una unidad o grupo monofilético. De acuerdo con Arratia (1999), la presencia de escamas cicloideas es una sinapomorfía de teleósteos. Contrariamente, los paquicórmidos y aspidorrínquidos, considerados teleósteos basales por varios autores (Patterson 1973, 1977, Brito 1997, 1999, Friedman *et al.* 2010, Friedman 2012a) tienen escamas de tipo ganoide (Figura 5.29-30). Los aspidorrínquidos poseen escamas ganoideas de tipo lepisosteoide o lepidosteoide (esto es con una placa basal con osteocitos cubierta por ganoina con diferente grosor y en varias capas, sin dentina). En algunas especies de *Aspidorhynchus*, las escamas no tienen ganoina (*A. acutirostris*) mientras que *A. euodus* posee una capa muy delgada de ganoina en las escamas (Brito y Meunier 2000). *Vinctifer* y *Belonostomus* poseen ganoina bien desarrollada. Como fuera mencionado por Schultze (1996) algunos géneros de paquicórmidos (*Orthocormus*, *Sauropsis*, *Asthenocormus* e *Hypsocormus*) tienen escamas ganoideas aunque la ganoina está ausente en casi todos los géneros quedando la escama representada por hueso. Algunos presentan una delgada cubierta de ganoina sobre la escama (*Hypsocormus*). Sin embargo, *Asthenocormus* no presenta escamas de ningún tipo en el cuerpo y *Pachycormus*

*macropterus* sería el único taxón que posee escamas de tipo elasmioide (Meunier y Brito 2004). Las escamas de los paquicórmidos son similares a las escamas de tipo amioide en cuanto que presentan estructuras radiales en el hueso pero esas estructuras (representadas por delicadas costillas) son mucho más delgadas que las presentes en las escamas de tipo amioide. Además hay muchas líneas de crecimiento en el campo libre de la escama (Schultze 1996). La forma de las escamas de los paquicórmidos es rómbica, pero de bordes redondeados (Schultze 1996) (Figura 5.29 véase además Figura 5.52).

Las costillas que caracterizan a las escamas tipo amioide (Figura 5.30), están presentes en varios grupos, incluso por debajo de la ganoina (p. ej., fúridos, catúridos, macrosémidos, *Pachycormus*, algunos foliodóridos [Arratia 1999]). Meunier y Brito (2004) mencionan que la estructura de las escamas de los paquicórmidos evidencia que el grupo no puede agruparse con los teleósteos. Para Meunier y Brito (2004) los teleósteos comprenden taxones en los cuales hay escamas ganoideas lepisosteoideas y escamas elasmioideas.

147. *Estructura peg and socket* [S\*] (0=Presente, 1=Reducida o ausente) Figura 5.53. En la mayoría de los actinopterigios con escamas ganoideas, éstas están articuladas entre sí por medio de una estructura particular denominada comúnmente como articulación *peg and socket* que consiste en un proceso de la escama (*peg*) que se protruye desde el borde dorsal de la escama, el cual encastra en una faceta de articulación (*socket*) ubicado en el sector medial de la escama vecina (Figura 5.31). Entre los paquicórmidos la estructura de articulación está ausente en por ejemplo *Pachycormus* y *Notodectes* mientras que está reducida en *Sauropsis*, *Hypsocormus* y *Orthocormus*. Las escamas de los aspidorrínquidos tienen la articulación *peg and socket* bien desarrollada. Entre los halecomorfos, los catúridos no poseen estructura de articulación *peg and socket*, mientras que en los fúridos esta estructura está bien desarrollada. Entre los teleósteos, la estructura *peg and socket* está presente en los Pholidophoridae con escamas ganoideas.

148. *Escamas con quillas* [Friedman 2012a] (0=Ausente, 1=Presente).

149. *Morfología de las escamas* [Friedman 2012a] (0=Rómbicas, 1=Redondeada, 2=Rectangular, 3=Rómbicas de tipo particular).

150. *Ganoina* [S\*] (0=Presente, 1=Ausente) La presencia de ganoina es característica de numerosos actinopterigios primitivos así como de algunos teleósteos basales (p. ej., *Pholidophorus bechei*). Los teleósteos actuales carecen de ganoina en las escamas. Asimismo, entre los halecomorfos, *Amia calva* no tiene ganoina en sus escamas. Sin embargo, los lepisostéidos, poliptéridos y poliodóntidos actuales tienen escamas ganoideas. Por otro lado, la ganoina puede disponerse sobre la escama ya sea monoestratificada o bien, pluriestratificada. Los paquicórmidos presentan una delgada capa de ganoina monoestratificada a excepción de *Pachycormus macropterus* que no presenta ganoina en sus escamas (Meunier y Brito 2004). Sin embargo Lambers (1992) menciona que a excepción de *Sauropsis* e *Hypsocormus* todos los paquicórmidos perdieron la ganoina secundariamente. Los ejemplares argentinos poseen una delgada capa de ganoina en sus escamas. Los aspidorrínquidos presentan una gruesa capa de ganoina que puede ser multistriestratificada (*Vinctifer*, *Richmondichthys* y *Belonostomus*) o monoestratificada (ejemplares juveniles de *Aspidorhynchus* y *Belonostomus*). La pérdida de ganoina en los representantes adultos de la especie *Aspidorhynchus acutirostris* es considerada una condición derivada.

151. *Microtubérculos* [S\*] (0=Presente, 1=Ausente) En los peces con escamas ganoideas, la superficie externa de ganoina está ornamentada con microtubérculos (Meunier y Brito 2004). Los aspidorrínquidos presentan microtubérculos en la superficie de las escamas (Brito y Meunier 2000), estas estructuras están presentes en los peces con escamas ganoideas paleoniscoideas (Schultze 1966). Los teleósteos con escamas ganoideas, en este análisis, *Pholidophorus bechei*, también presenta microtubérculos en sus escamas, Meunier y Brito (2004) mencionan la ausencia de microtubérculos en las escamas de un ejemplar asignado a *Pholidophorus?* sp. proveniente del Jurásico Tardío de Francia. Los aspidorrínquidos que tienen ganoina preservada en sus escamas, poseen microtubérculos que en *Vinctifer* son muy notables. Los odontodes característicos de las escamas ganoideas de las escamas de los lepisostéidos se han reducido en el transcurso de la evolución lo mismo que la ganoina ambas estructuras ausentes en teleósteos actuales. Algunos aspidorrínquidos presentan odontodes en la superficie de las escamas, este carácter se considera



plesiomórfico y los odontodes son similares a los presentes en poliptéridos y lepisosteidos (véase: Brito y Meunier 2000).

152. *Interopérculo* (Brito 1997) (0=Ausente, 1=Presente). A diferencia de lo que fuera interpretado por Brito (1997), tanto cf. *Belonostomus* sp. como *A. sanzenbacheri* tienen interopérculo. Los ejemplares argentinos no presentan interopérculo. Asimismo la presencia de interopérculo es considerada una sinapomorfía de los “halecóstomos”.

#### **5.4.4. Consideraciones generales, estrategias de búsqueda de árboles y exploración de datos**

Para el enraizamiento de los árboles en este análisis se seleccionó un taxón que no pertenece a ninguno de los grupos objeto de estudio siguiendo la propuesta de Friedman (2012a). El grupo externo (*outgroup*) más distante elegido fue *Pteronisculus*, un pez palaeonisciforme del Triásico temprano.

La lista de especies incluidas en el presente análisis filogenético puede consultarse en el capítulo 2.

##### *Estrategia de búsqueda de árboles*

La estrategia de búsqueda utilizada se describe en el capítulo 2 de esta tesis.

##### *Exploración de datos y medidas de soporte*

Existen numerosas metodologías para explorar y evaluar los datos de un análisis filogenético (p. ej., Wheeler 1995, Gatesy *et al.* 1999, Giribet 2003). Muchas de estas técnicas han sido criticadas, consideradas acientíficas y con escaso valor heurístico (Grant y Kluge 2003, 2005).

Entre los parámetros considerados de valor heurístico se pueden citar el índice de decaimiento o soporte de Bremer (Bremer 1988) y la identificación de taxones flotantes (Wilkinson 1995).

El soporte filogenético se define como el grado al cual la evidencia crítica refuta una hipótesis dada. El soporte filogenético considera el grado relativo de corroboración entre hipótesis contrastadas y no debe entenderse como una medida de probabilidad o posibilidad de ningún tipo (véase: Grant y Kluge 2003).



Así, el cálculo del soporte de los árboles y sus nodos constituye un paso fundamental de los análisis de parsimonia (Goloboff *et al.* 2003) y se han propuesto numerosos índices para su determinación.

En el presente análisis se calcularon el índice de consistencia (CI, Kluge y Farris 1969) y el índice de retención (RI, Farris 1989) para todos los árboles más parsimoniosos (AMP).

El soporte de los nodos fue calculado mediante el índice de Bremer (Bremer 1988), Bootstrap (Felsenstein 1985) y Jackknife (Farris *et al.* 1996).

*Índice de Bremer:* evalúa la sensibilidad de los datos explorando soluciones subóptimas y determinando cuánto peor debe ser una solución para que un clado en el (los) árboles más parsimoniosos no se recupere (Bremer 1988). El soporte de Bremer puede definirse también como el menor número de caracteres que es necesario remover para que una rama colapse en el árbol de consenso. Así si al remover un sólo carácter, la rama colapsa y se pierde, el soporte será bajo y por lo tanto el clado será inestable. Existen dos formas de este índice, la absoluta (Bremer 1988) y la relativa (Goloboff y Farris 2001) y cada una de ellas miden diferentes aspectos del soporte de nodos.

*Bootstrap y Jackknife:* estos son métodos de remuestreo que pueden ser útiles para detectar indirectamente la cantidad relativa de evidencia favorable y contradictoria para cada nodo (Farris *et al.* 1996). Ambos métodos presentan falencias y la lectura de sus índices no es tan directa en determinados casos (véase: Goloboff *et al.* 2003).

El índice de consistencia CI: evalúa el grado de homoplasia presente en la matriz o en los caracteres. Su valor varía entre 0 y 1, siendo más cercano a cero cuanto mayor número de paralelismos y reversiones existen. Se calculó para la matriz y para los caracteres individuales.

El índice de retención RI: representa la relación entre las sinapomorfías reales y las aparentes. En ausencia de homoplasia es igual a 1. Se calculó para la matriz y para cada carácter.

## 5.5 Resultados

### 5.5.1. Topologías más parsimoniosas

La búsqueda heurística resultó en 64 árboles más parsimoniosos (AMP) de 427 pasos. El índice de consistencia CI es 0,411 y el índice de retención RI de 0,743. La ronda adicional de TBR no produjo árboles adicionales. En los 64 árboles más parsimoniosos obtenidos se conforma un clado que reúne a (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes). De los 64 AMP, 32 tienen a los teleósteos como grupo hermano del clado (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes). En los 32 árboles restantes, los holósteos se ubican como grupo hermano del clado (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes). De este análisis se puede mencionar que de acuerdo al índice Ci (índice de consistencia), el nivel de homoplasia de la matriz es elevado (considerando que un valor mayor a 0,5 sería poco homoplásico e inferior a 0,5 muy homoplásico). Sin embargo, este índice es sensible a los caracteres autapomórficos e invariantes. Contrariamente, el valor de Ri (que no es sensible a caracteres autapomórficos e invariantes) indica que los cambios ocurren mayoritariamente en los nodos internos y que el número de homoplasias no es elevado (el índice es igual a uno en ausencia de homoplasias) (Figura 5.32). Además la hipótesis filogenética resultante indica que el clado (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes) tiene una posición ambigua entre los neopterigios. La incertidumbre en la posición del clado (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes) hace que en el árbol de consenso estricto (Figura 5.32) se observe una politomía de grado tres entre (Holostei, Teleostei, (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes)). Esta politomía obedece a los siguiente factores:

a) falta de caracteres que permitan una mejor resolución de las relaciones entre taxones.

b) presencia de caracteres conflictivos.

Por otro lado, dentro del clado (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes), las relaciones entre los Aspidorhynchiformes concuerdan, a grandes rasgos, con la hipótesis filogenética planteada por Arratia (1999 p.314

fig. 19), sólo que Arratia (1999) no tuvo en cuenta a *Richmondichthys* en su análisis. En la hipótesis filogenética hallada aquí (*Vinctifer* + *Richmondichthys*) conforman un clado que forma el grupo hermano de *Aspidorhynchus* y *Belonostomus*. La posición de *A. sanzenbacheri* no conformando una especie hermana con *A. acutirostris* llama la atención y es posible que *A. sanzenbacheri* sea un nuevo género. La hipótesis de Brito (1997 p. 752 fig. 57 y Figura 5.13) ubica a *Aspidorhynchus* en una posición basal y como el grupo hermano del clado compuesto por (*Belonostomus* + *Vinctifer*).

Entre los Pachycormiformes, el grupo de los paquicórmidos edéntulos se mantiene monofilético, tal como fuera planteado en hipótesis previas (Friedman *et al.* 2010 y Friedman 2012a). Pero a diferencia de la hipótesis de Friedman (2012a), *Ohmdenia multidentata* no representaría el grupo hermano de los paquicórmidos edéntulos, sino que se ubica en una posición más basal, conformando un clado con *Saurostomus esocinus*, cuya posición es intermedia entre los paquicórmidos con dientes pequeños y sin curvamiento anterior en el dentario debido a la ausencia de una gran placa corioidea dentada (p. ej. *Pachycormus*) y los paquicórmidos con grandes dientes y en algunos casos con colmillos (*Orthocormus*, *Hypsocormus*, *Notodectes* y *Pesudoasthenocormus*). Asimismo, las relaciones entre los distintos géneros que componen el grupo de los paquicórmidos edéntulos conforma una politomía de grado 5 entre todos sus miembros, siendo esta una hipótesis diferente a la hallada por Friedman (2012a p. 449 fig. 2a y Figura 5.12) en donde (((*Leedsichthys* + *Asthenocormus* + *Martillichthys*) + *Rhinconichthys*) + *Bonnerichthys*). Los géneros argentinos no tienen una posición resulta en el cladograma apoyando la hipótesis de que los tres especímenes (*Notodectes argentinus*, Pachycormiformes gen. et sp. nov A y B) representan géneros diferentes.

En todos los árboles se corrobora la monofilia tanto de Pachycormiformes como de Aspidorhynchiformes, coincidiendo con todas las hipótesis previas (p. ej. Mainwaring 1978, Lambers 1992, Brito 1997)

El análisis alternativo realizado con los caracteres multiestado no ordenados produjo 378 árboles de 421 pasos cuyo consenso se ve en la Figura

5.33. En esta hipótesis los holósteos se ubican como grupo hermano del clado (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes).

### 5.5.2. Identificación de taxones saltantes o flotantes

Recientemente, Pol y Escapa (2009), crearon un script para TNT el cual permite identificar los taxones (o clados) flotantes y las posibles causas de los mismos. El IterPCR (*Iterative Positional Congruence Reduced*) identifica rápidamente los taxones (o clados) inestables y los selecciona, los corta del o los árboles más parsimoniosos.

Así y con el fin de intentar evaluar las politomías observadas en el consenso estricto de la Figura 5.32 y mediante la utilización del script pcrprun. en TNT se pudo identificar que en el nodo 68 se recupera si se poda el taxón *Hypsocormus tenuirostris*. Asimismo, en el nodo 65 se resuelve la politomía de grado 5 podando el taxón *Rhinconichthys taylori*.

Al ejecutar el podado de los taxones sugeridos por el script IterPCR y recalculando los árboles, se obtuvieron 4 árboles más parsimoniosos de 422 pasos; el consenso de estos 4 árboles más parsimoniosos se muestra en la Figura 5.34.

La posición ambigua de los taxones *Hypsocormus tenuirostris* y *Rhinconichthys taylori* se deben quizás, a la presencia de una gran cantidad de entradas faltantes. Sin embargo, durante el desarrollo de esta tesis no fue posible revisar el material de *H. tenuirostris* y *Rhinconichthys taylori* con lo cual la codificación se hizo de acuerdo a Friedman *et al.* (2010) y Friedman (2012a). Es posible que la revisión del material y la recodificación de los caracteres puedan aclarar la posición de los taxones.

### 5.5.3. Soporte de los nodos

El soporte de los caracteres de los nodos presentes en los árboles más parsimoniosos fue calculado utilizando tres métodos (Soporte de Bremer, Bootstrap y Jackknife), que evalúan la interacción en el conflicto de caracteres, permitiendo analizar en detalle los resultados de un análisis cladístico.

### Soporte de Bremer

El soporte de Bremer fue calculado mediante el uso del script de TNT, BREMER. RUN (Goloboff *et al.* 2008). Mediante este método se mide el soporte de un clado a través del menor número de pasos extra que son requeridos para que dicho clado se pierda en el consenso estricto de los árboles más parsimoniosos (Kitching *et al.* 1998), buscando árboles subóptimos y luego restricciones o constreñimientos (*constraints*) negativas de grupos monofiléticos.

La primera instancia del cálculo del soporte de Bremer se hizo incluyendo todos los taxones, el resultado fue un árbol cuyo soporte es bastante bueno en la base mostrando valores de 4 para Teleostei, 5 para Holostei. Sin embargo el valor de soporte para el clado (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes), es bajo= 1. El valor de soporte para la tricotomía compuesta por (Teleostei + Holostei + (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes) es 3, un valor relativamente elevado. Dentro de Pachycormiformes el soporte es bajo, en casi todos los casos de valor 1. Contrariamente, los Aspidorhynchiformes presentan valores más elevados y consecuentemente un mejor soporte (Figura 5.35).

El bajo valor de soporte de Bremer en los nodos que componen el Orden Pachycormiformes podría explicarse por la inestabilidad de algunos taxones dentro de Pachycormiformes, la cual se debe principalmente a la falta de completitud de los materiales lo que se traduce en imposibilidad de escoreo de caracteres y la consecuente falta de información en la matriz de datos.

El grupo que mejor soporte de Bremer posee son los Aspidorhynchiformes (soporte de Bremer=9). Los Pachycormiformes tienen un valor de soporte de Bremer de 3.

Se calculó el soporte de los nodos con los taxones desordenados (Figura 5.36) y posteriormente se efectuó el soporte de los nodos podando los taxones sugeridos por IterPCR (véase más arriba). El resultado del soporte de Bremer fue exactamente el mismo que antes de podar los taxones (Figura 5.37).

### Bootstrap y Jackknife

Ambos son métodos de remuestreo con reposición. En el caso particular de Bootstrap el remuestreo y reposición se hace en las columnas de la matriz de datos, con el fin de obtener una matriz del mismo tamaño que la matriz original.

El muestreo se realiza varias veces y en cada pseudoréplica algunos caracteres pueden estar repetidos y otros faltar.

Jackknife implica remuestreo pero a diferencia del bootstrap, las pseudoréplicas se crean eliminando caracteres (Kitching *et al.* 1998) o taxones (Lanyon 1985). La eliminación de caracteres o taxones es aleatoria e independientemente de la matriz original, así cada caracter tiene la misma posibilidad de estar ausente en cualquier réplica. La matriz resultante de este análisis es más pequeña que la original. El valor de Jackknife de cada clado indica el porcentaje de ocurrencia de dicho clado en los cladogramas que resultan de las matrices remuestreadas.

En esta tesis se ejecutaron medidas de soporte de Bootstrap y Jackknife con frecuencias absolutas (FA) y diferencias de frecuencias (FGC) tanto de la matriz de datos original, la matriz sin los taxones flotantes o saltarines y para los árboles de consenso resultantes del análisis.

### ***Cálculo de índices Bootstrap y Jackknife para la matriz de datos***

*-Bootstrap con frecuencias absolutas (FA) para matriz de datos (set completo):* Al hacer un remuestreo mediante frecuencias absolutas el grado de conflicto entre los cladogramas más parsimoniosos se evalúa a través de un consenso de mayoría que incluye las agrupaciones soportadas por más del 50% de las pseudoréplicas. El porcentaje de cladogramas más parsimoniosos resultantes de las pseudoréplicas, en las cuales el grupo particular es encontrado, debe ser interpretado como un nivel de soporte asociado a ese grupo particular (Kitching *et al.* 1998). Según se muestra en la Figura 5.38 hay, varios nodos colapsados lo cual está indicando que muchos nodos están soportados por pocos caracteres. La monofilia de los Aspidorhynchiformes se encuentra fuertemente soportada y el valor de Bootstrap es elevado (94%), asimismo la resolución dentro de Aspidorhynchiformes es bastante buena.

Por otro lado, la monofilia de los Pachycormiformes está bien soportada y el valor de Bootstrap es de 54%. Sin embargo las relaciones dentro del clado los nodos están en general colapsados a excepción del clado conformado por *Pachycormus macropterus* y *P. bollensis* en donde el valor de Bootstrap es de 53%.

El resto de los miembros del orden se presentan como una politomía dentro del nodo que general de los paquicórmidos debido a que no están representados en más del 50% de los árboles más parsimoniosos (AMPs) y sus nodos están soportados por pocos caracteres.

*-Jackknife frecuencias absolutas en matriz de datos (set completo):* El porcentaje de cladogramas más parsimoniosos resultantes de las pseudoréplicas, en las cuales un grupo particular es encontrado, debe ser interpretado como un nivel de soporte asociado a ese grupo. Se observa que las especies *Pachycormus macropterus* y *P. bollensis* están presentes en el 60% de los AMP's. Los Aspidorhynchiformes lo están en un 95% de los árboles. Los Pachycormiformes conforman un clado monofilético en el 62% de los árboles.

El resultado del consenso de mayoría obtenido mediante el remuestreo para la obtención de índices Bootstrap y Jackknife se observa en la Figura 5.38 donde el valor por encima de la barra indica valores de Bootstrap y el valor por debajo de la barra indica valores de Jackknife.

*-Bootstrap con frecuencias absolutas en matriz de datos (set parcial, excluyendo a los taxones flotantes *Hypsocormus tenuirostris* y *Rhinconichthys taylori* sp.):* En la Figura 5.40 se observa el cladograma que resulta de aplicar Bootstrap frecuencias absolutas al set parcial de datos, al excluir los taxones flotantes, el soporte de los nodos del árbol mejora.

*-Jackknife frecuencias absolutas en matriz de datos (set parcial).* El resultado del remuestreo en el set parcial de datos se observa en la Figura 5.40 (valores bootstrap/valores jackknife).

Se observa, al igual que en el cálculo de bootstrap, una mejor resolución del consenso de mayoría obtenido y soporte de los nodos. Los Pachycormiformes tienen un soporte relativamente elevado (63%), los Aspidorhynchiformes tienen el mismo soporte que en el análisis anterior (96%). No se recupera ningún nodo dentro de Pachycormiformes.

*- Bootstrap y Jackknife diferencias de frecuencias (FGC)*

Las medidas de soporte se calculan como la diferencia de frecuencias entre el grupo analizado y su grupo contradictorio más frecuente (Goloboff et al. 2003).

Los valores de bootstrap frecuencias GC varían entre -1 (más contradicción) y 1 (máximo soporte).

En el presente análisis se calculó bootstrap con frecuencias absolutas y GC para el set completo de datos y para el set parcial (excluyendo a *Hypsocormus tenuirostris* y *Rhinconichthys taylori*). En ambos casos se hicieron 1000 réplicas.

*-Bootstrap y Jackknife diferencia de frecuencias (FGC) en matriz de datos (set completo):* el cladograma de mayoría que resulta al calcular los soportes de bootstrap y jackknife se observa en la Figura 5.39. Como se ve en la figura, el valor de bootstrap/jackknife para el clado Aspidorhynchiformes es elevado (94/95% respectivamente), consecuentemente el soporte del grupo es bueno. El valor bootstrap/jackknife obtenido para el clado Pachycormiformes es de 53/61%. La politomía grado 3 conformada por los Teleostei, Holostei y el clado que reúne a Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes tiene un valor bajo de soporte 15/25%. Dentro del Orden Aspidorhynchiformes el clado conformado por *Vinctifer* y *Richmondichthys* tiene un alto soporte (94/95%) seguido por los aspidorrínquidos argentinos (76/77%). El nodo que reúne (*Aspidorhynchus acutirostris* + *Belonostomus*) tiene un valor de soporte relativamente bajo (6/24%).

Entre los Pachycormiformes el soporte es relativamente bajo en casos. Los paucicórmidos edéntulos tienen un valor de bootstrap/jackknife = 20/21%.

*-Bootstrap y Jackknife diferencia de frecuencias (FGC) para matriz de datos (set parcial):* la Figura 5.41 muestra el consenso de mayoría que resultó al calcular los índices. En el cladograma, la tricotomía teleósteos + holósteos + (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes), tienen valores bootstrap/jackknife de 12 y 30 respectivamente. El clado (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes) tiene valores bajos bootstrap = 4 y jackknife = 8.

Los Aspidorhynchiformes están bien soportados (bootstrap = 96%; jackknife = 96%). Los Pachycormiformes están bien soportados también (bootstrap = 55%; jackknife = 63%). Los paucicórmidos edéntulos tienen un soporte alto (bootstrap = 13%; jackknife = 19%). Dentro de los



Aspidorhynchiformes, el clado que reúne a las formas argentinas tiene un alto soporte (bootstrap = 74%; jackknife = 75%), de igual manera, el clado compuesto que reúne a (*Richmondichthys* + *Vinctifer*) cuyo valor de bootstrap es 93% y jackknife 95%. El clado que reúne a (*Aspidorhynchus* + *Belonostomus*) tiene valores bootstrap/jackknife de 7/20% respectivamente.

Dentro de los Pachycormiformes los clados están relativamente bien soportados, se observa el clado compuesto por las especies *P. macropterus* y *P. bollensis* con valores bootstrap de 48% y jackknife de 54%; el clado que reúne a las especies de *Orthocormus* con valores bootstrap de 10% y Jackknife de 11%; el clado (*Protosphyraena* + *Australopachycormus*) con valores bootstrap = 10%; jackknife = 15%; los paquicórmidos edéntulos con valores bootstrap = 19%; jackknife = 29%; dentro del clado de los paquicórmidos edéntulos *Martillichthys* + *Leedsichthys* tienen valores de bootstrap = 45 y jackknife = 48.

### ***Cálculo de índices Bootstrap y Jackknife para el árbol de consenso estricto***

Al igual que en el caso anterior resultó interesante calcular los índices de soporte para los nodos del árbol de consenso resultante con el set completo de datos y con el set parcial de datos (esto es excluyendo los taxones flotantes *Hypsocormus tenuirostris* y *Rhinconichthys taylori*).

-*Bootstrap y Jackknife frecuencias absolutas (FA) del árbol de consenso estricto con la totalidad de taxones.* La posición de los Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes respecto de los Holostei y Teleostei no está resuelta. El soporte del nodo que reúne a los Aspidorhynchiformes está bien soportado (bootstrap = 94 %; jackknife = 95%). El nodo que reúne a las formas argentinas tiene un soporte alto bootstrap/jackknife 76/77% y el nodo que reúne a los Pachycormiformes también tiene un buen soporte (bootstrap = 54%; jackknife = 62%).

-*Bootstrap y Jackknife frecuencias absolutas del árbol de consenso estricto excluyendo a *Hypsocormus tenuirostris* y *Rhinconichthys taylori*.* En el se plotearon los valores de bootstrap y jackknife. El nodo que reúne a los Aspidorhynchiformes

tiene un valor de soporte de (bootstrap = 96 %; jackknife = 96%) y el nodo que reúne a los Pachycormiformes tiene un soporte levemente mayor (bootstrap = 59%; jackknife = 63%).

*-Bootstrap y Jackknife diferencia de frecuencias (FGC) del árbol de consenso estricto con la totalidad de taxones.* Los valores de bootstrap para el nodo que reúne a los Aspidorhynchiformes es 94%, y el valor de jackknife es 95%). Para el nodo que reúne a los Pachycormiformes el valor de bootstrap 53% y jackknife es 61%).

*-Bootstrap y Jackknife diferencia de frecuencias (FGC) del árbol de consenso estricto excluyendo a los taxones flotantes *Hypsocormus tenuirostris* y *Rhinconichthys taylori*.* Los valores de soporte en el nodo que reúne a los Aspidorhynchiformes son bootstrap = 96%, jackknife = 96%, para el nodo que reúne a los Pachycormiformes bootstrap = 55% , jackknife = 63%.

#### 5.5.4. Comparación de resultados

Los valores de Bootstrap y Jackknife con frecuencias absolutas tanto en el set de datos completo como en el set parcial, arrojó resultados similares. En todos los casos el árbol resultante del análisis de los datos del set parcial está levemente mejor soportado que el árbol generado con el set completo de datos. En cuanto a la posición de los grupos (clados) de interés (Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes) respecto de Teleostei y/u Holostei, no hay ninguna solución fuertemente soportada siendo en todos los igualmente parsimonioso que tanto Teleostei como Holostei se encuentren ubicados como grupo hermano del clado (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes). En todos los análisis, paquicórmidos y aspidorrínquidos tienen valores de soporte por encima del 50%.

A modo exploratorio y con el fin de comparar el grado de soporte de los nodos que relacionan a los Teleostei y/u Holostei con (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes), se calculó Bootstrap y Jackknife frecuencias absolutas y diferencias de frecuencias (frecuencias GC) para los árboles más parsimoniosos que resultaron del análisis de la matriz parcial de datos (esto es excluyendo a

*Hypsocormus tenuirostris* y *Rhinconichthys taylori*) y con caracteres desordenados:

a) En aquellos árboles donde Teleostei se ubicó como grupo hermano de (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes). Los valores de soporte para el son bajos (bootstrap 7% y jackknife 6%). El cálculo del soporte con diferencias de frecuencias (FGC) dió como resultado valores de soporte aún más bajos (bootstrap 1%, jackknife 1%).

b) En aquellos árboles donde Holostei se ubicó en la base de (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes), el valor de bootstrap (FA) fue más bajo que el anterior (0%) y de jackknife (FA) fue también bajo (5%). El valor de bootstrap (FGC), si bien es bajo, es más alto (7%) que el calculado con frecuencias absolutas, el valor de jackknife (FGC) es también más alto (1%) que el calculado con frecuencias absolutas.

Asimismo y como última opción para testear cuanto menos parsimonioso serían los Teleostei y/u Holostei como representantes basales del clado (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes) se procedió a establecer restricciones y/o constreñimientos (*constraints*). Para esto se seleccionó uno de los árboles más parsimoniosos (AMPs) y se modificó con el fin de hacer que los Teleostei quedaran como grupo hermano del clado (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes). Se realizó una nueva búsqueda heurística de los árboles más parsimoniosos teniendo en cuenta la restricción (*constraint*) previamente establecida y como era de esperar, se obtuvieron 2 árboles de 422 pasos.

#### 5.5.5. Resultados de las diferentes medidas de soporte

Las distintas medidas de soporte de nodos utilizadas en este análisis son coincidentes en aquellos nodos que presentan mayor soporte. Uno de ellos es el nodo que agrupa a los miembros del Orden Aspidorhynchiformes (*Bremer*=9; *Bootstrap*=94; *Jackknife*=95) lo cual está reforzando la monofilia planteada históricamente para el orden. Las relaciones de los miembros dentro del orden también están relativamente bien resueltas siendo el nodo compuesto por (*Richmondichthys* + *Vinctifer*), el que presenta mayor soporte (*Bremer*=5; *Bootstrap*=95; *Jackknife*=97).

El otro nodo de interés para esta tesis es el que reúne a los miembros de Pachycormiformes, el soporte para este nodo no es tan fuerte como el observado en los Aspidorhynchiformes (*Bremer*=3; *Bootstrap*= 54; *Jackknife*=62). Sin embargo al ser valores que están por encima del 50% se considera bueno y apoya las hipótesis previas de monofilia del grupo.

Se observa claramente que las relaciones dentro del orden no están bien resueltas y en general el valor de soporte es sumamente bajo (*Bremer*=1-3; *Bootstrap*=0-53; *Jackknife*=0-60), los valores más altos se encuentran en el nodo que agrupa a las especies del género *Pachycormus* (*P. bollensis* y *P. macropterus*) *bremer* = 1, *bootstrap* = 53 y *jackknife* = 60. El valor de soporte de *Bremer* para el clado que reúne a *Ohmdenia* y *Saurostomus* es de 2. Sin embargo, al realizar *bootstrap* y *jackknife*, el nodo colapsa. El grupo de los paquicórmidos edéntulos está parcialmente resuelto y el nodo que los agrupa tiene un bajo soporte (*Bremer*=1).

El ejemplar argentino Pachycormiformes gen. et sp. nov. B se ubica basalmente al clado de los paquicórmidos edéntulos con una posición no resuelta formando una politomía de grado 4 con *Australopachycormus* y *Protosphyraena* y el clado de los paquicórmidos edéntulos. Algo similar se observa con los representantes argentinos *Notodectes argentinus* y Pachycormiformes gen. et sp. nov. A quienes también se ubican formando una politomía de grado 6 con los representantes del género *Hypsocormus* y el clado que agrupa a las especies del género *Orthocormus* por un lado y a *Protosphyraena*, *Australopachycormus*, Pachycormiformes gen. et sp. nov. B conjuntamente con el clado de los paquicórmidos edéntulos; en una posición basal a *Orthocormus*.

El posicionamiento de los taxones argentinos refuerza la hipótesis de que serían géneros diferentes a los ya conocidos.

A diferencia de la hipótesis de Friedman (2012a) en la cual *Ohmdenia* se ubica como grupo hermano de los paquicórmidos edéntulos. En el presente análisis *Ohmdenia* tiene una posición más basal ubicándose conjuntamente con *Saurostomus* como un clado basal al nodo que reúne a los paquicórmidos con colmillos (p. ej. *Hypsocormus*, *Orthocormus*) por un lado y los paquicórmidos edéntulos (p. ej. *Bonnerichthys*, *Ashenocormus* y *Leedsichthys*) por el otro. De igual

manera las relaciones dentro del clado Pachycormiformes son un poco diferentes de las observadas en el cladograma de Friedman (2012a) (comparar las Figuras 5.12 y 5.33).

Las relaciones de Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes ya sea con Teleostei y/u Holostei no están resueltas, de los 64 árboles más parsimoniosos hallados en este análisis en 32 árboles, Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes se encuentran agrupados con Teleostei, mientras que en los 32 árboles restantes lo están con los Holostei.

Al realizar IterPCR (*Iterative Positional Congruence Reduced*) con el fin de identificar los taxones problemáticos y/o “saltarines” o flotantes el programa sugirió el corte o podado de los taxones *Hypsocormus tenuirostris* y *Rhinconichthys taylori*. Examinando nuevamente la matriz es claro que en el caso de *Rhinconichthys taylori* el gran número de entradas faltantes (73% del total de caracteres presentes en la matriz), serían las responsables de su posición ambigua y saltarina lo que deriva en una topología “conflictiva”.

El caso de *Hypsocormus tenuirostris* es un tanto diferente, ya que si bien presenta un elevado número de entradas faltantes, también hay muchos caracteres contradictorios con otros representantes del mismo género. Al no haber podido examinar personalmente este material no puedo estar del todo segura de las codificaciones con lo cual considero importante poder revisar el material en un futuro.

Realizando nuevamente el análisis, ignorando los taxones *Hypsocormus tenuirostris* y el ejemplar argentino *Rhinconichthys taylori*, el análisis resulta en la conformación de 4 árboles igualmente parsimoniosos de 422 pasos. Los representantes argentinos *Notodectes argentinus*, Pachycormiformes gen. et sp. nov. A y Pachycormiformes gen. et sp. nov. B siguen sin tener una posición resuelta en el cladograma. El taxón Pachycormiformes gen. et sp. nov. B se ubica basalmente al clado de los paquicórmidos edéntulos conjuntamente con *Australopachycormus* y *Protosphyraena*. Sin embargo este taxón no tiene relación con esos dos géneros sino que es claramente un paquicórmido edéntulo. Su posición ambigua se debe a la falta de caracteres escorableables. Los representantes

argentinos *Notodectes argentinus* y Pachycormiformes gen et sp. nov. A se ubican basalmente a *Orthocormus*.

Del análisis cladístico realizado en esta tesis se concluye que:

- a- En la Cuenca Neuquina de Argentina al menos tres géneros de Pachycormiformes (dos formas con dientes y una edéntula) y dos especies de Aspidorhynchiformes convivieron durante el Jurásico Tardío.
- b- La posición de los Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes en la filogenia de los Neopterygios permanece siendo un enigma.
- c- Es necesaria exploración de los caracteres y un mayor estudio de las formas para poder determinar los caracteres que permitan su asignación.
- d- De acuerdo al análisis filogenético aquí realizado y debido al grado de incertidumbre acerca de la anatomía de muchos de los taxones resulta conveniente considerarlos Neopterygii *incertae sedis*.

### 5.6. Diagnosis de los nodos de interés presentes en el consenso estricto

**Nodo 53:** politomía grado 3 ((teleósteos *sensu stricto* + “folidoforiformes”) + (halecomorfos + ginglimodi) + (paquicórmidos + aspidorrínquidos))

El nodo está soportado en todos los árboles más parsimoniosos (AMPs) por cuatro sinapomorfías:

- 1- presencia de piso endoesquelético del miodomo posterior fenestrado (c. 7 [1]): la presencia de piso endoesquelético fenestrado es un carácter homoplásico ampliamente distribuido. Entre los paquicórmidos no ha podido ser scoreado en gran parte de los taxones.
- 2- Suborbitales mucho más grandes que los infraorbitales adyacentes (c. 48 [1]): los suborbitales de mayor tamaño que los infraorbitales adyacentes es un carácter ampliamente distribuido entre los neopterigios analizados siendo un carácter homoplásico. Presenta una reversión al estado ancestral en (*Dentilepisosteus* + *Lepisosteus*). El estado del carácter se desconoce en los paquicórmidos edéntulos pero TNT predice que el grupo tendría los suborbitales mucho más grandes que los infraorbitales adyacentes.

- 3- maxilar libre (c. 66 [1]): el estado plesiomórfico del carácter es el de poseer maxilar fijo. La presencia de maxilar libre está ampliamente distribuida entre los grupos con lo cual es un carácter homoplásico.
- 4- presencia de supramaxilar (c.74 [1]): la presencia de supramaxilar es un carácter homoplásico a este nivel y como tal está ampliamente distribuido. Sin embargo, a nivel de (*Richmondichthys* + *Vinctifer*) el carácter revierte al estado ancestral y es una apomorfía del clado. De igual manera revierte al estado ancestral en el clado que reúne a (*Protosphyraena*+ *Pachycormiformes* nov. sp. B + *Australopachycormus hurleyi* (*Rhinconichthys taylori* + *Martillichthys renwickeae* + *Leedsichthys problematicus* + *Bonnerichthys gladius* + *Asthencormus titanius*)).

Además, en algunos árboles más parsimoniosos el nodo está soportado por una única sinapomorfía ambigua: presencia de uno o más postcleitros (c. 131 [1]): La presencia de uno o más postcleitros es un carácter homoplásico a este nivel y como tal está ampliamente distribuido. Entre las especies argentinas hay una reversión al estado ancestral lo cual podría representar una apomorfía del clado.

**Nodo 64:** (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes)

El nodo está soportado en todos los AMPs por cuatro sinapomorfías no ambiguas:

- 1- postparietales (=parietales de la antigua terminología) fusionados con otros huesos o formando parte de un complejo óseo (c. 34 [2]): La presencia de postparietales fusionados con otros huesos o formando parte de un complejo óseo a nivel del nodo 64 es una homoplasia surgiendo independientemente en los clados paquicórmidos nadadores veloces y en los Aspidorhynchiformes. Sin embargo, representa una sinapomorfía a nivel de Aspidorhynchiformes.
- 2- supramaxilar ubicado postero-dorsalmente al maxilar (c. 75 [1]): la presencia de supramaxila ubicado postero-dorsalmente al maxilar es una sinapomorfía, representando un carácter derivado único para el nodo que reúne a (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes).
- 3- radios de la aleta pectoral no segmentados (c. 139 [1]): la ausencia de segmentación en los radios de la aleta pectoral es una sinapomorfía,

representando un carácter único derivado para el nodo que reúne a (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes).

- 4- aletas pélvicas ubicadas anterior o en el punto medio entre la anal y la pectoral (c. 141 [1]): este carácter es predicho por TNT como una sinapomorfía, representando un carácter único derivado para el nodo que reúne a (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes). Sin embargo, el carácter presenta reversiones en algunos taxones de paquicórmidos y un gran porcentaje presentan estado ambiguo.

**Nodo 78:** Aspidorhynchiformes

Se corrobora la monofilia de los Aspidorhynchiformes. En todos los AMPs el nodo que los reúne está soportado por 12 sinapomorfías no ambiguas:

- 1- presencia de premaxilares soldados formando un tubo que penetra en la región etmoidal (caracter 60 [1]): la presencia de premaxilares soldados formando un tubo que penetra en la región etmoidal del cráneo representa un carácter único derivado para los Aspidorhynchiformes.
- 2- premaxilares que forman gran parte del techo (dérmico) de la región anterior del cráneo (hocico) (c. 61 [1]): este carácter es homoplásico ya que está presente en Aspidorhynchiformes y en (*Dentilepisosteus leavis* + *Lepisosteus platostomus*), se originaron independientemente en ambos grupos y representan convergencias.
- 3- dientes del premaxilar relativamente más grandes que los del maxilar (caracter 63 [1]): este carácter es homoplásico y se encuentra ampliamente distribuido entre varios grupos incluyendo algunos paquicórmidos. Por otro lado la presencia de dientes de mayor tamaño en el premaxilar parece ser una apomorfía a nivel de Pachychicormiformes gen. et sp. nov. A.
- 4- longitud preorbitaria vs. postorbitaria igual o mayor a 1.5 (c. 72 [1]): La longitud preorbitaria vs. postorbitaria igual o mayor a 1.5 es un carácter homoplásico apareciendo entre formas no relacionadas (convergencia), aparece como novedad en los Aspidorhynchiformes y está presente también entre en el clado que reúne a (*Dentilepisosteus leavis* y *Lepisosteus*



*platostomus*) y algunos paquicórmidos como *Protosphyraena* y *Australopachycormus*.

- 5- mandíbula superior más larga que mandíbula inferior (c. 73 [2]): este es un carácter homoplásico (convergencia) presente en los Aspidorhynchiformes, en *Lepisosteus platostomus* y entre los paquicórmidos aparece a nivel de *Orthocormus* nov. sp. A (Arratia y Schultze en prensa).
- 6- presencia de predentario (c. 76 [1]): este carácter es único y derivado para el clado de los Aspidorhynchiformes representando una apomorfía.
- 7- preopérculo triangular (c. 97 [2]): el preopérculo triangular es un carácter único y derivado para el clado de los Aspidorhynchiformes. Sin embargo, el preopérculo en L es un carácter homoplásico (convergencia) entre las especies argentinas (*Belonostomus* nov sp. A y B) y *Lepisosteus platostomus*.
- 8- presencia de canal accesorio en el preopérculo (c. 100 [1]): la presencia de un canal sensorial accesorio en el preopérculo es un carácter derivado para el clado que reúne a los Aspidorhynchiformes. Sin embargo, las especies argentinas (*Belonostomus* nov. sp A y B) carecen de canal accesorio siendo esta una apomorfía de estas especies.
- 9- ausencia de placa gular (c.104 [1]): este es un carácter homoplásico presente en los Aspidorhynchiformes, los teleósteos y a nivel de *Macrosemius rostratus*.
- 10- posición retrasada de las aletas dorsal y anal (c. 108 [1]): este es un carácter homoplásico (convergencia) compartido por los Aspidorhynchiformes y *Dentilepisosteus leavis*.
- 11- presencia de tres hileras de escamas de tamaño similar en los flancos, (c. 145 [2]): la presencia de tres hileras de escamas en los flancos es un carácter derivado único de los Aspidorhynchiformes. Sin embargo, entre los distintos géneros, la presencia de dos hileras más grandes pero la hilera superior con escamas mucho más altas es una apomorfía de (*Richmondichthys* + *Vinctifer*), las tres hileras de escamas de tamaño

similar son exclusivas de *Aspidorhynchus* y la presencia de dos hileras de tamaño similar entre sí es un carácter exclusivo de *Belonostomus*.

- 12- presencia de costillas en las escamas (c. 148 [1]): este es un carácter homoplásico distribuido entre los Aspidorhynchiformes, *Dentilepisosteus leavis*, *Lepidotes*, *Macrosemius*, *Semionotus* y *Discoserra*. Aparentemente habría surgido independientemente en todas las formas.

Además, el clado está soportado por tres sinapomorfías ambiguas:

- 1- vómer impar (c. 23 [1]): la presencia de vómer impar es un carácter homoplásico que apareció independientemente a nivel de *Pholidophorus bechei* y los Aspidorhynchiformes.
- 2- presencia de escudo en lóbulo ventral de la aleta caudal (c.117 [1]): este es un carácter homoplásico (convergencia) compartido por *Pholidophorus bechei*, *Semiensichthys siemensii*, *Watsonulus eugnathoides*, *Lepidotes*, *Macrosemimimus fegerti*, *Semionotus elegans* y los Aspidorhynchiformes.
- 3- ausencia de fulcros marginales (=fringing fulcra) en aleta pectoral (c. 121 [1]): este es un carácter homoplásico compartido por los Aspidorhynchiformes, *Amia*, *Macrosemius* y los teleósteos.

La ambigüedad en estos caracteres es debida a falta de datos en las formas fósiles.

### **Nodo 81: *Belonostomus***

El género está soportado, en todos los AMPs por tres sinapomorfías no ambiguas:

- 1- tamaño relativo del predentario, grande (c. 77 [2]): el predentario es una apomorfía de los Aspidorhynchiformes, la presencia de un predentario grande es una apomorfía a nivel de *Belonostomus*. Por otro lado, el predentario diminuto es una autapomorfía de *Richmondichthys*.
- 2- canal preopercular, simple (c. 99 [1]): el canal preopercular simple es un carácter homoplásico presente en el clado que reúne a ((*Dentilepisosteus leavis*, *Lepisosteus platostomus*) + *Lepidotes* + (*Macrosemimimus fegerti*, *Semionotus elegans*)) y el clado que reúne a todas las especies del género *Belonostomus*.

***Richmondichthys sweeti***

La especie está soportada cinco sinapomorfías no ambiguas presentes es todos los AMPs:

- 1- ausencia de supraorbital anterior unido a los infraorbitales (c. 45 [0]): carácter homoplásico que representa una autapomorfía para *Richmondichthys*.
- 2- longitud preorbitaria vs. longitud postorbitaria menor a 1.2 (c. 72 [0]): carácter homoplásico que representa una autapomorfía para *Richmondichthys*.
- 3- tamaño relativo del predentario, diminuto (c. 77 [0]): es un carácter derivado único presente en *Richmondichthys*, representa una apomorfía.
- 4- ausencia de dientes en el dentario (c. 79 [1]): la ausencia de dientes en el dentario es un carácter derivado único en *Richmondichthys* representando una apomorfía para el género. Sin embargo, este carácter es homoplásico a mayor nivel ya que es compartido por las formas edéntulas (*Rinchonichthys* + *Martillichthys* + *Leedsichthys* + *Bonnerichthys* y *Asthenocormus*) siendo una convergenia.
- 5- cuadrado con proceso posteroventral elongado (c. 94 [1]): este es un carácter homoplásico entre el nodo que reúne a ((*Pholidophorus bechei* + *Siemensichthys*) + *Cladocyclus* + (*Hiodon* + *Elops*)) y *Richmondichthys*. Sin embargo sería necesario revisar el ejemplar de *Richmondichthys sweeti* para verificar la codificación de lo este carácter.

***Vinctifer comptoni***

La especie no exhibe caracteres sinapomórficos en el presente análisis. En el análisis de Brito (1997) el género está soportado por tres sinapomorfías: el estado dos del carácter quince (paraesfenoides sin dientes), el estado plesiomórfico del carácter diecinueve (ausencia de supramaxilar) y la reversión del carácter 29 (doble articulación cuadrado-simpléctico).

***Nodo 83: (Richmondichthys + Vinctifer)***

El clado está soportado por ocho sinapomorfías no ambiguas:

- 1- presencia de dientes en el entopterigoides (c. 3 [1]): este es un carácter homoplásico.

- 2- ausencia de dientes en el paraesfenoides (c. 25 [1]): este es un carácter homoplásico que surgió varias veces independientemente en distintos grupos.
- 3- ausencia de dientes en el premaxilar (c. 62 [1]): este es un carácter homoplásico (convergencia) compartido por este clado y el clado que reúne a los paquicórmidos edéntulos.
- 4- ausencia de supramaxilar (c. 74 [0]): este carácter es homoplásico (convergencia) y que surgió independientemente en varios grupos.
- 5- unión de la mandíbula inferior con el suspensorio ubicada debajo o anteriormente a la órbita (c. 89 [1]): este es un carácter homoplásico que surgió en varios grupos independientemente (convergencia).
- 6- hiomandibular con constricción media poco marcada y con el margen anterior y posterior casi rectos (c. 90 [1]): este es un carácter apomórfico para el clado pero es homoplásico a nivel mayor ya que se encuentra distribuido en otras formas y podría haber surgido independientemente (convergencia).
- 7- diplospondilia en elementos caudales (c. 114 [1]): es un carácter homoplásico que ha aparecido varias veces independientemente (convergencia).
- 8- dos hileras de escamas de los flancos más grandes pero la hilera superior tres veces más alta que la inferior (c. 145 [1]): este es un carácter derivado único del clado y representa una sinapomorfía.

**Nodo 79:** ((*Aspidorhynchus acutirostris*) + (*Belonostomus*))

El nodo está soportado por dos sinapomorfías no ambiguas presente en todos los árboles más parsimoniosos:

- 1- longitud del rostro, larga (c. 71 [2]): este carácter es homoplásico y está presente en varias formas (lepisostéidos y algunos paquicórmidos), con lo cual podría haber surgido independientemente (convergencia).
- 2- presencia de algunos arcos neurales preurales modificados como “uroneurales” (c. 124 [1]): este es un carácter homoplásico que se encuentra presente en este clado como así también entre algunos paquicórmidos.

**Nodo 84:** *Belonostomus especies argentinas*

El nodo que reúne a las dos nuevas especies argentinas descritas en esta tesis está soportado por dos sinapomorfías no ambiguas presentes en todos los AMPs:

- 1- preopérculo en "L" (c. 97 [3]): este carácter es único y derivado para las especies argentinas dentro de los Aspidorhynchiformes. Sin embargo es un carácter homoplásico (convergencia) presente en *Lepisosteus platostomus*.
- 2- ausencia de canal accesorio en el preopérculo (c. 100 [0]): este es un carácter homoplásico ampliamente distribuido. Sin embargo, la presencia de canal accesorio es exclusiva de los Aspidorhynchiformes con lo cual su ausencia representa un carácter exclusivo de las especies argentinas.

Cada una de las especies que constituyen el nodo no presentan autapomorfías hecho que se debe a la imposibilidad de escorar y/o tomar caracteres de relevancia filogenética debido a que todos los ejemplares se encuentran fuertemente desarticulados.

**Nodo 82:** (cf. *Belonostomus* sp. + *Belonostomus* nuevas especies argentinas)

El nodo está soportado por una sola sinapomorfía no ambigua: hilera labial más lingual de dientes en el dentario (c. 80 [0]): es un carácter homoplásico presente también en algunos paquicórmidos y en *Lepisosteus platostomus* con lo cual podría haber surgido independientemente. Sin embargo, dentro de los Aspidorhynchiformes es un carácter exclusivo del clado.

**Nodo 63:** Pachycormiformes

Se corrobora la monofilia de Pachycormiformes soportada en el consenso estricto por 14 sinapomorfías no ambiguas:

- 1- rostral que contribuye a la conformación del margen oral de la boca (carácter 28 [1]): el rostral forma el complejo rostrodermoetmoides. La presencia de rostral contribuyendo a la conformación del margen oral de la boca es un carácter derivado único de los paquicórmidos.
- 2- presencia de complejo temporal de desarrollo incipiente (c. 37 [1]): la presencia de complejo temporal es un carácter derivado único presente en los paquicórmidos siendo una sinapomorfía del grupo. Un complejo temporal de desarrollo incipiente estaría presente en las formas más

- basales y sería convergente en los paquicórmidos edéntulos o bien en estos últimos habría disminuido de tamaño independientemente. El complejo temporal muy desarrollado está relacionado probablemente con el hábito ecológico de las distintas formas reunidas dentro del orden. Asimismo, *Pachycormiformes* gen. et sp. A presenta un complejo temporal de desarrollo incipiente lo que podría estar representando una reversión.
- 3- dermoesfenótico formando el borde dorsal de la órbita (c. 43 [1]): la presencia de dermoesfenótico es un carácter derivado único entre los paquicórmidos. Sin embargo, la posición postero-dorsal del dermoesfenótico en *Orthocormus* nov. sp. A podría representar una autapomorfía de la especie. Este carácter debe ser evaluado en un mayor número de ejemplares ya que es difícil de observar en varios paquicórmidos.
  - 4- ausencia de huesos supraorbitales (c. 44 [0]): este es un carácter homoplásico compartido por *Amia*, *Macrepistius* y los paquicórmidos.
  - 5- aleta anal falcada (c. 110 [1]): la presencia de aleta anal falcada es una sinapomorfía del orden con reversiones en *Pachycormus*, *Protosphyraena* y los paquicórmidos edéntulos en donde es triangular.
  - 6- presencia de arcocentros y "uroneurales" expandidos lateralmente (c. 122 [1]): este carácter es único y derivado para los paquicórmidos.
  - 7- presencia de placa hipural (c. 125 [1]): la presencia de placa hipural es una sinapomorfía de los paquicórmidos. La reversión observada en *Martillichthys* y *Leedsichthys* podría representar una pérdida de la estructura ligado al hábito ecológico de esas formas, representando un carácter exclusivo de esas especies y que habría surgido independientemente.
  - 8- radios lepidotricos de la aleta pectoral con el extremo distal ensanchado y el proximal angosto "*paddle-shaped*" (c. 134 [1]): los lepidotricos con los extremos distales ensanchados son una sinapomorfía de los paquicórmidos. La presencia de lepidotricos cilíndricos en *Asthenocormus* podría representar una sinapomorfía de la especie.

- 9- aletas pectorales tipo guadaña o “*scythe-like*” con radios lepidotricos segmentados sólo distalmente (si hay segmentos presentes) (c. 135 [1]):
- 10- bifurcación en “Y” de los radios lepidotricos de la aleta pectoral (c. 138 [1]): la bifurcación de los lepidotricos en “Y” es un carácter derivado único presente en los paquicórmidos. Sin embargo, la ausencia de este tipo de bifurcación en *Orthocormus* nov. sp. A (Arratia y Schultze en prensa) podría representar una sinapomorfía de la especie.
- 11- escamas ganoideas particulares es decir con estrías similares a una de escama de tipo amiode y con ganoína reducida (c. 146 [1]): este es un carácter homoplásico presente también en *Caturus* y *Macrosemius* y que habría surgido independientemente.
- 12- estructura *peg and socket* reducida o ausente (c. 147 [1]): la reducción o ausencia de estructura *peg and socket* es un carácter homoplásico y que ha surgido independientemente en lepisosteidos, semionótidos, catúridos y los paquicórmidos.
- 13- escamas rómbicas de tipo particular (c.149 [3]): las escamas rómbicas de tipo particular son una sinapomorfía del orden que presenta reversiones en varios géneros.
- 14- ausencia de microtubérculos en las escamas (c. 151 [1]): este es un carácter homoplásico que surgió independientemente en formas que no poseen ganoína en sus escamas.

### ***Notodectes argentinus***

La especie está soportada en todos los árboles por dos sinapomorfías no ambiguas:

- 1- ornamentación de los huesos del cráneo consistente en tubérculos y costillas en algunos casos bastante bien desarrollados (c. 39 [1]): este es un carácter homoplásico que surgió independientemente en *Notodectes argentinus* y *Protosphyraena*. Representa una autapomorfía de la especie.
- 2- una única hilera de dientes cónicos fuertes en el dentario (c. 80 [1]): este es un carácter homoplásico.

**Pachycormiformes gen. et sp. nov. A**

La especie está soportada en todos los árboles por dos sinapomorfías ambiguas:

- 1- reversión del carácter 37 complejo temporal en el cráneo de desarrollo incipiente (c. 37 [1]): este es un carácter homoplásico compartido por paucicórmidos que no eran nadadores veloces, es altamente probable que el desarrollo incipiente del complejo temporal, conjuntamente con otras características, nos de una idea del hábito ecológico de los peces.
- 2- forma ovalada de la placa hipural (c. 126 [1]): este es un carácter homoplásico de amplia distribución dentro del orden.

**Nodo 65:** clado que reúne a las formas edéntulas (*Bonnerichthys gladius*, *Asthenocormus titanuis*, *Leedsichthys problematicus*, *Rhinconichthys taylori*, *Martillichthys renwickae*).

El clado está soportado por 10 sinapomorfías ambiguas:

- 1- cuerpo del paraesfenoides en la región esfenotmoidal bien desarrollado, esto es: amplio (c. 24 [1]): representa una sinapomorfía del grupo.
- 2- ausencia de dientes en el paraesfenoides (c. 25 [1]): es un carácter homoplásico.
- 3- rostrodermoetmoides que termina en el mismo nivel que la sínfisis de la mandíbula inferior, es decir que no produce un rostro pronunciado (c. 31 [0]): es un carácter homoplásico que surgió en formas de dientes pequeños y con complejo temporal ausente o incipiente y en las formas edéntulas. Este carácter podría tener algún significado referente al hábito ecológico de los grupos.
- 4- ausencia de ornamentación en los huesos dérmicos del cráneo (c. 38 [0]): es un carácter homoplásico que representaría una convergencia entre los paucicórmidos edéntulos, catúridos y teleósteos.
- 5- forma del cráneo en el sector posterior en en W (c. 40 [1]): este carácter representa una homoplasia entre distintos miembros del orden.
- 6- ausencia de dientes marginales (c. 54 [1]): este carácter representa una sinapomorfía de los paucicórmidos edéntulos.



- 7- ausencia de dientes en el premaxilar (c. 62 [1]): este carácter es homoplásico entre los aspidorrínquidos y los paquicórmidos edéntulos y habría surgido independientemente.
- 8- ausencia de dientes en el dentario (c. 79 [1]): al igual que el carácter anterior es una homoplasia compratida por *Richmondichthys* y los paquicórmidos edéntulos.
- 9- ausencia de dientes en el prearticular (c. 88 [1]): de acuerdo al análisis filogenético este carácter representa una sinapomorfía de los paquicórmidos edéntulos.
- 10- placa hipural de forma ovalada (c. 126 [1]): este carácter es homoplásico y se encuentra representado en varios miembros del orden.

La ambigüedad se debe a la pobre preservación de los ejemplares fósiles.

**Nodo 71:** (*Saurostomus esocinus* + *Ohmdenia multidentata*)

Este nodo está soportado, en todos los árboles, por dos sinapomorfías no ambiguas:

- 1- supracleitro delgado (c. 130 [1]): es un carácter homoplásico compartido con *Elops hawaiiensis*.
- 2- ausencia de aletas pélvicas (c. 140 [1]): este es un carácter homoplásico compratido con *Asthenocormus titanius*.

**Nodo 70:** (*Pachycormus bollensis* + *Pachycormus macropterus*)

El nodo está soportado por dos sinapomorfías no ambiguas:

- 1- reversión del carácter 34: presencia de postparietales pares (c. 34 [0]): es un carácter homoplásico ampliamente distribuido.
- 2- reversión del carácter 110: aleta anal triangular (c. 110 [0]): es un carácter homoplásico ampliamente distribuido.

**Nodo 69:** *Orthocormus*

El género está soportado por una sinapomorfía no ambigua:

- 1- postparietales fusionados con otros huesos (c. 34[2]): este es un carácter homoplásico presente en todos los representantes del género *Orthocormus* y en otras formas nadadoras veloces.

El nodo 69 (*O. cornutus* + *O. teyleri*) están soportados además por una sinapomorfía no ambigua: base de la aleta dorsal ubicada anteriormente a la base

de la aleta anal (c. 107 [0]) que representa un carácter homoplásico compartido por otros paquicórmidos y por otros grupos no relacionados.

### 5.7. Evolución de caracteres

**Uroneurales (= modificación de los arcos neurales de las vértebras urales [par]) vs. “Uroneurales” (=modificación de los arcos neurales de las vértebras preurales [impar]) (c. 123) [ Figura 5.50]**

Los uroneurales de teleósteos son modificaciones pares de los arcos neurales urales (Patterson 1968) que pueden extenderse hacia adelante por encima de los últimos centros preurales (Arratia y Schultze 1992). La presencia de estas estructuras ha sido considerada por mucho tiempo una sinapomorfía de Teleostei. Numerosos autores han utilizado como argumento para vincular a los ex – holósteos paquicórmidos, aspidorrínquidos y *Pholidophorus bechei* con los Teleostei el hecho de presentar “uroneurales” (uroneurales de tipo peculiar de Patterson 1973). Sin embargo, ambas estructuras no son homólogas (véase más abajo).

Arratia y Lambers (1996), en su estudio acerca de las estructuras que componen el esqueleto caudal de los paquicórmidos, pusieron en duda la homología de los uroneurales de los teleósteos y las estructuras presentes en algunas formas jurásicas como los paquicórmidos y algunos aspidorrínquidos (*Aspidorhynchus* sp.). Asimismo, Arratia (1991) mencionó que en el Pholidoformiformes *Pholidophorus bechei* no todos los arcos neurales están modificados como uroneurales.

Los uroneurales de los paquicórmidos que fueron interpretados por Patterson (1973) como uroneurales de tipo peculiar no son homólogos de los uroneurales presentes en teleósteos. Las estructuras presentes en los paquicórmidos son impares y serían homólogos a las espinas neurales expandidas más los arcos incompletos de las vértebras preurales y/o urales (Arratia y Lambers 1996, Arratia y Schultze en prensa). Arratia y Lambers (1996) denominaron a estas estructuras “uroneurales”. En los paquicórmidos y aspidorrínquidos examinados en esta tesis se considera que los “uroneurales” no son homólogos de las estructuras presentes en los teleósteos.

Sin embargo, Brito (1999) menciona que esto varía entre los géneros. *Aspidorhynchus* y *Vinctifer*, tendrían según Brito (1999) uroneurales homólogos de los presentes en teleósteos (es decir que son estructuras pares que surgen por modificación de los arcos neurales). Sin embargo, Arratia y Lambers (1996) mencionan que un ejemplar del Jurásico Tardío de Alemania, asignado al género *Aspidorhynchus* presenta elemento impares (=“uroneurales”). Brito (1999) menciona que *Belonostomus* presenta “uroneurales” que surgen por modificación de los arcos neurales de las vértebras preurales, los cuales son seguidos por tres uroneurales verdaderos (Brito 1999).

Durante el estudio de los materiales del Jurásico de Alemania y los materiales argentinos no pudo confirmarse la presencia de uroneurales verdaderos (homólogos a los presentes en teleósteos). En los ejemplares de *Aspidorhynchus* y *Belonostomus* estudiados se comprobó la presencia de estructuras que surgen por modificación de los arcos de vértebras preurales (no urales) y se los denominó “uroneurales” siguiendo a Arratia y Lambers (1996). Asimismo, no ha podido comprobarse que las estructuras fueran pares con lo cual estarían representando espinas neurales de las vértebras preurales. De cualquier manera en ningún caso las estructuras presentes en paquicórmidos y aspidorrínquidos (*excepto* *Vinctifer*) son homólogas de los uroneurales presentes en teleósteos.

Los “uroneurales” se originan a partir de centros vertebrales urales y preurales. Si consideramos que sólo el género *Vinctifer* es el que presenta uroneurales verdaderos esta condición podría representar una autapomorfía del género. En la optimización de caracteres vemos que los uroneurales verdaderos están presentes a nivel de *Siemensichthys* y los teleósteos apareciendo en *Vinctifer* como una autapomorfía del género.

### **Premaxilar móvil vs. Premaxilar inmóvil (c. 57)**

La movilidad del premaxilar ha sido considerada un carácter sinapomórfico de Teleostei (Patterson 1977, Pinna 1996). Arratia (1999) menciona que un premaxilar móvil está presente en *Pholidophorus bechei* más los teleósteos más avanzados constituyendo una sinapomorfía del grupo. Patterson

(1973, 1977) consideró a los paquicórmidos como teleósteos basales por presentar, además de “uroneurales de tipo peculiar” homologables a los verdaderos uroneurales de teleósteos, los premaxilares móviles y de posición lateral al rostral. Sin embargo, los premaxilares de los paquicórmidos no poseen (al menos entre los ejemplares estudiados), un proceso ascendente que les permita movilidad. Además, la relación que poseen con el rostrodermoetmoides apoya la hipótesis de que el premaxilar en estos peces tenía poca y más probablemente nula movilidad.

En la mayor parte de los géneros ambos premaxilares son independientes y están separados por el rostrodermoetmoides. En *Euthynotus* ambos premaxilares se fusionan con el maxilar (Wenz 1968, Lambers 1992). Los aspidorrínquidos tienen ambos premaxilares formando una estructura rígida que penetra en la región etmoidal del cráneo haciendo que sea una estructura inmóvil. Como se observa en el mapeo de caracteres el premaxilar móvil es una sinapomorfía a nivel de *Pholidophorus bechei*. Los aspidorrínquidos y paquicórmidos no poseen un premaxilar móvil, la ausencia de premaxilar móvil es un carácter homoplásico.

#### **Propterigio fusionado con el primer radio de la aleta pectoral vs. Propterigio libre (c. 133) [Figura 5.51]**

El propterigio fusionado al primer radio de la aleta pectoral es un carácter sinapomórfico de teleósteos (Patterson 1977). Según Patterson (1977) tanto aspidorrínquidos como paquicórmidos poseen el propterigio fusionado al primer radio de la aleta pectoral. Sin embargo, existen otras posturas y nuevos estudios han revelado lo contrario (p. ej., Arratia 1991, Arratia y Lambers 1996, Brito 1997, 1999). En los Pachycormiformes Jessen (1972) y posteriormente Arratia y Lambers (1996) citaron la presencia de un propterigio libre en *Hypsocormus* y *Protosphyraena*. Sin embargo, Mainwaring (1978), mencionó la presencia de propterigio fusionado al primer radio de la aleta en *Pachycormus macropterus* y posteriormente Friedman (2012a) reportó la presencia de propterigio fusionado al primer radio de la aleta pectoral en *Hypsocormus tenuirostris*, *Orthocormus* y *Protosphyraena*.

El exámen de los paquicórmidos realizado en esta tesis no permitió confirmar con total seguridad la presencia de propterigio fusionado o libre de modo que el caracter se codificó como polimórfico. En los Aspidorhynchiformes el propterigio está libre (Brito 1997, 1999).

Al optimizar el caracter en TNT la condición primitiva o plesiomórfica es la de poseer el propterigio libre y la sinapomorfía (presencia de propterigio fusionado al primer radio de la aleta pectoral) se da a nivel de *Pholidophorus bechei*.

**Supramaxilar: posición del supramaxilar dorsal al maxilar vs. postero-dorsal al maxilar (c. 75); presencia ausencia (c. 74) [Figura 5.46]**

El supramaxilar es un hueso que se ubica dorsalmente al maxilar. La presencia de supramaxilar (c. 74) está ampliamente distribuida entre los diferentes grupos con lo cual es un carácter homoplásico. Los paquicórmidos son primitivos en el hecho de poseer sólo un supramaxilar en lugar de dos como en los teleósteos. Tanto paquicórmidos como aspidorrínquidos tienen un supramaxilar ubicado postero-dorsalmente al maxilar. Arratia (1999), debido a la posición particular del supramaxilar en paquicórmidos y aspidorrínquidos, consideró que probablemente no sea homólogo al supramaxilar presente en otros grupos.

El supramaxilar presenta el estado plesiomórfico del c. 73 (ausencia) en los aspidorrínquidos *Vinctifer comptoni* y *Richmondichthys sweeti* y representa una sinapomorfía de estas especies. Asimismo, se observa el estado plesiomórfico en los paquicórmidos edéntulos y en *Protosphyraena* y *Australopachycormus hurleyi*.

Por otro lado, la presencia de supramaxilar de posición postero-dorsal al maxilar es una apomorfía que surge a nivel del nodo que reúne a (Pachycormiformes + Aspidorhynchiformes).

**Dientes en el dentario: Presencia vs. ausencia (c. 79) [Figura 5.47]**

La condición plesiomórfica observada es la de presentar dientes en el dentario. Sin embargo, el carácter es homoplásico (convergencia) entre los

paquicórmidos edéntulos y *Richmondichthys sweeti*. En los paquicórmidos, la pérdida de dientes en todos los representantes del grupo de paquicórmidos edéntulos (*Bonnerichthys*, *Asthenocormus*, *Leedsichthys*, *Rhinconichthys* y *Martillichthys*) representa una sinapomorfía del grupo y estaría directamente vinculada a los hábitos alimenticios de estos peces (grandes formas filtradoras). Entre los aspidorrínquidos el dentario está desprovisto de dientes en la especie australiana *Richmondichthys sweeti*, siendo una autapomorfía.

**Doble articulación cuadrado simpléctico (c. 92) y presencia de proceso posteroventral del cuadrado (c. 94) [Figura 5.48]**

La presencia de doble articulación cuadrado-simpléctico fue considerada por varios autores como el estado plesiomórfico presente en los halecomorfos (véase: Olsen 1984, Olsen y McCune 1991 p. 287). Asimismo, Véran (1988) demostró que el simpléctico ocupaba una posición similar en muchos Paleonisciformes.

La doble articulación cuadrado-simpléctico está presente en *Amia*, *Caturus* (Patterson 1973) y *Macrepistius* (Gardiner *et al.* 1996). La presencia de doble articulación cuadrado-simpléctico ha sido considerada una sinapomorfía de los halecomorfos (véase por ejemplo: Patterson 1973, Lauder y Liem 1983, Gardiner 1984, Maisey 1991). De acuerdo con Brito (1988), el simpléctico de *Vinctifer* se ubica detrás del cuadrado y ambos huesos articulan con la mandíbula inferior. Sin embargo Gardiner *et al.* (1996), mencionaron que en los ejemplares que ellos estudiaron esta condición no está presente y que el simpléctico no llega a contactar con la mandíbula inferior. Además, Gardiner *et al.* (1996) mencionaron que la presencia de doble articulación mencionada por Brito (1988) para *Vinctifer* se debe a que el ejemplar estudiado presentaba un desplazamiento del simpléctico. Más tarde, Arratia (1999) ratificó la observación de Brito (1997) en donde *Vinctifer* efectivamente presenta doble articulación y que no hay desplazamiento alguno de los huesos. Arratia (1999) observó la misma disposición del simpléctico en numerosos ejemplares jurásicos pertenecientes a colecciones de museos alemanes (Arratia 1999 p. 287).

Mi estudio de ejemplares alojados en instituciones alemanas me permitió comprobar que el simpléctico de los aspidorrínquidos no está en contacto con el preopérculo, es un hueso que acompaña al cuadrado (que tiene forma de abanico), se curva marcadamente hacia arriba y que efectivamente contacta con la mandíbula inferior. Con lo cual en todos los representantes del Orden Aspidorhynchiformes estudiados en esta tesis se observó el estado plesiomórfico del carácter 92, esto es presencia de doble articulación cuadrado-simpléctico.

La pérdida de contacto entre el simpléctico y el preopérculo así como la ubicación del simpléctico en un surco profundo en el cuadrado es un carácter sinapomórfico de teleósteos según de Pinna (1996). Asimismo, Arratia y Schultze (1991) consideran que la presencia de un proceso posteroventral del cuadrado es un carácter sinapomórfico presente en los teleósteos. Entre los paquicórmidos la situación es complicada ya que la preservación de los huesos en ese sector dificulta la observación. Sin embargo, Arratia (1999) mencionó que los paquicórmidos no poseen un proceso posteroventral en el cuadrado. El análisis de parsimonia realizado en esta tesis predice que los paquicórmidos presentarían doble articulación cuadrado-simpléctico. Debido al estado de preservación de los huesos en ese sector, no pude comprobar esto directamente.

El proceso posteroventral del cuadrado ha sido interpretado como la fusión del cuadradoyugal con el cuadrado (Patterson 1973, Wiley 1976, entre otros). Sin embargo, Arratia y Schultze (1991) basados en estudios ontogenéticos no apoyan esta hipótesis. Los Aspidorhynchiformes no presentan proceso posteroventral del cuadrado. En los Pachycormiformes el proceso posteroventral del cuadrado está ausente en *Pachycormus*, *Saurostomus*, *Hypsocormus* y *Notodectes*.

### **Placa coronoidea (c. 83)**

La presencia de placas coronoideas es un carácter primitivo compartido por aspidorrínquidos y paquicórmidos. Este carácter es homoplásico y se encuentra distribuido en gran variedad de neopterigios (p. ej. lepisosteiformes, ámidos y catúridos). Sin embargo, están ausentes en los teleósteos (de Pinna 1996) y en *Pholidophorus bechei*. Las placas coronoideas son pequeñas placas

dérmicas dentadas que se ubican en la cara medial del dentario. Están presentes en los Pachycormiformes (Wenz 1968) y Aspidorhynchiformes, en estos últimos en particular entre las formas jurásicas (Arratia 1999, observación personal). Aparentemente estarían ausentes en *Vinctifer* y *Richmondichthys* (Brito 1997, Arratia 1999, Bartholomai 2004).

### **Hipohial (c. 102) osificación impar vs. osificación par**

La parte inferior del arco hiodeo está compuesta por el hipohial y los ceratohiales. El hipohial es una osificación impar presente en los actinoptergios inferiores incluyendo a los ámidos y lepisostéidos (Arratia 1999). Es un carácter ampliamente distribuido y homoplásico.

El hipohial presente en los paucicórmidos es impar (Wenz 1968, Arratia 1999, Friedman *et al.* 2010, Friedman 2012a, observación personal). El hipohial presente en los aspidorrínquidos también es impar (Brito 1997, observación personal). Arratia (1999) mencionó la presencia de hipohial impar en *Pholidophorus bechei*.

La mayoría de los teleósteos tanto fósiles como vivientes presenta un hipohial doble (Arratia y Schultze 1990) a excepción de algunos bagres tricomictéridos. La presencia de hipohial doble ha sido propuesta como una sinapomorfía de teleósteos (Arratia y Schultze 1990, de Pinna 1996) y como una sinapomorfía de *Leptolepis coryphaenoides* más los teleósteos más avanzados (Patterson 1977, Arratia 1999).

**Tipo de escama (c. 146) Ganoidea lepisosteoidea/paleoniscoidea, Ganoidea similar a una tipo amioidea, Elasmoidea tipo amioidea, Elasmoidea cicloidea o ctenoidea.** [Figura 5.52]

Las escamas cicloideas son consideradas un carácter sinapomórfico de *Leptolepis coryphaenoides* más todos los demás teleósteos (Arratia 1999). Las escamas elasmoideas ya sean de tipo cicloideas y/o ctenoideas son exclusivas de los teleósteos. De este modo, la capacidad de producir ganoina se ha visto reducida durante la evolución de los peces hasta su completa desaparición en los teleósteos y halecomorfos vivientes como *Amia*.



Los paquicórmidos y aspidorrínquidos no poseen escamas elasmóideas sino ganoideas, con la excepción de *Pachycormus macropterus* (Meunier y Brito 2004). Los paquicórmidos poseen escamas similares a las tipo amioideo pero con una delgada capa de ganoina (Schultze 1966, observación personal), este tipo de escamas está presente también en *Caturus* y *Macrosemius*. Los aspidorrínquidos poseen escamas ganoideas lepisosteóideas con una gruesa capa de ganoina aunque en *Aspidorhynchus* la ganoina se perdió independientemente.

La presencia de ganoina en las escamas es un carácter primitivo. La ausencia de escamas es una sinapomorfía de los paquicórmidos edéntulos.

### **Estructura “*peg and socket*” (c. 147) [Figura 5.53]**

La presencia de estructura “*peg and socket*” es una condición común observada en los actinopterigios con lo cual la presencia de esta estructura es considerada homoplásica. La estructura consiste de un *peg* (=proceso de la escama) que se protruye desde el margen dorsal de la escama y que encaja en el *socket* (=faceta de articulación para ese proceso) excavado en la cara medial de la escama.

Los paquicórmidos no poseen estructura *peg and socket* en las escamas y entre algunos grupos de “semionotiformes” la estructura puede estar muy reducida (López-Arbarello 2012). La pérdida de estructura *peg and socket* ha surgido independientemente en paquicórmidos, catúridos y “Semionotiformes”. Por otro lado, los aspidorrínquidos presentan la condición plesiomórfica del carácter esto es: presencia de estructura “*peg and socket*” en las escamas.

### **Microtubérculos en las escamas (c. 151)**

Los microtubérculos de ganoina son típicos de las escamas ganoideas (Meunier y Brito 2004). Sin embargo, no están presentes en por ejemplo *Pholidophorus* sp. del Jurásico de Francia (Meunier y Brito 2004). Según estos autores, la ganoina presente en este ejemplar no debería llamarse ganoina y quizás representa una neoformación o bien ganoina degenerada.

La reducción de la ganoina en las escamas tiene importancia desde el punto de vista hidrodinámico, ya que al adelgazarse o eliminarse, el cuerpo es más liviano y consecuentemente el animal es más ágil.

Los paquicórmidos no presentan microtubérculos en sus escamas, esto quizás se deba a que la ganoina en ellas es muy delgada o bien es una estructura diferente a la ganoina (neoformación?). La ausencia de microtubérculos en las escamas de paquicórmidos, catúridos y teleósteos es un carácter homoplásico que ha surgido independientemente en estas formas. Los aspidorrínquidos, poseen ganoina pluriestratificada en sus escamas la cual tiene microtubérculos (Meunier y Brito 2004).

### 5.8 Definición de Pachycormiformes

Los siguientes caracteres están distribuidos en todos los géneros conocidos:

- c. 28- rostral conformando el complejo rostrodermoetmoides.
- c. 44 - ausencia de huesos supraorbitales.
- c. 122- presencia de arcocentros y "uroneurales" expandidos lateralmente.
- c. 135- aletas pectorales tipo guadaña o "*scythe-like*" con radios lepidotricos segmentados sólo distalmente (si hay segmentos presentes).

Los siguientes caracteres tienen una distribución restringida en los distintos representantes del orden:

- c. 31- extensión del rostrodermoetmoides. Hay formas con rostro muy pronunciado (*Australopachycormus* y *Protosphyraena*), formas con rostro menos pronunciado (*Orthocormus*) y formas sin rostro pronunciado (p. ej. *Euthynotus*, *Pachycormus*, Pachycormiformes gen. et sp. nov. A).
- c. 37- presencia de complejo temporal. La presencia de complejo temporal es un carácter derivado único presente en los paquicórmidos. Sin embargo su desarrollo es variable entre los géneros. Un complejo temporal de desarrollo incipiente estaría presente en las formas más basales (*Pachycormus*, *Euthynotus*) y sería convergente en los paquicórmidos edéntulos (*Asthenocormus*, *Martillichthys*, *Bonnerichthys*, *Rhinconichthys*, *Pachycormiformes* gen et sp. nov. B). El complejo temporal está muy desarrollado en géneros de hábitos nadadores veloces (*Orthocormus* e

- Hypsocormus*). La presencia de complejo temporal de desarrollo incipiente en Pachycormiformes gen. et sp. A podría estar representando una reversión.
- c. 43- dermoesfenótico formando el borde dorsal de la órbita. La mayor parte de los paquicórmidos tienen el dermoesfenótico formando el borde dorsal de la órbita. Sin embargo, *Orthocormus* nov. sp. A lo tiene en posición postero-dorsal.
  - c. 74- supramaxilar presente. Este carácter está ampliamente distribuido entre los paquicórmidos. Sin embargo no está presente en todos, Pachycormiformes gen. et sp. nov. A y *Orthocormus* sp. A no lo poseen. Por otro lado, si el supramaxilar está presente, este tiene posición posterodorsal al maxilar.
  - c. 83- placa coronoidea abultada. Se ha comprobado la presencia de placa coronoidea en casi todos los miembros del orden con lo cual este podría ser un carácter común. Sin embargo, la forma de la placa es diferente, siendo abultada en (*Australopachycormus*, *Hypsocormus*, Pachycormiformes gen. et sp. nov A) y no abultada en *Saurostomus*, *Pachycormus macropterus*.
  - c. 110- aleta anal falcada. La presencia de aleta anal falcada se encuentra presente en algunos géneros (*Orthocormus*, *Pseudoasthenocormus*, *Hypsocormus*), mientras que en *Pachycormus*, *Protosphyraena* y los paquicórmidos edéntulos es triangular.
  - c. 116- escudos en el lóbulo dorsal de la aleta caudal. Al menos *Sauropsis*, *Hypsocormus*, *Orthocormus* y *Pachycormus* poseen escudo en el lóbulo dorsal de la aleta caudal. El desarrollo del escudo varía en los diestintos géneros.
  - c. 125- presencia de placa hipural. La presencia de placa hipural está ampliamente distribuida entre los paquicórmidos. Sin embargo, los algunos paquicórmidos edéntulos (*Martillichthys* y *Leedsichthys*) así como dentro de los paquicórmidos con dientes (*Euthynotus*) no poseen placa hipural
  - c. 134- radios lepidotricos de la aleta pectoral con el extremo distal ensanchado y el proximal angosto "*paddle-shaped*". La mayor parte de los géneros poseen los lepidotricos con los extremos distales ensanchados. Sin embargo, *Asthenocormus* posee lepidotricos cilíndricos.
  - c. 138- bifurcación en "Y" de los radios lepidotricos de la aleta pectoral. La bifurcación de los lepidotricos en "Y" es un carácter derivado único presente

en los paquicórmidos. Sin embargo la ausencia de este tipo de bifurcación en *Orthocormus* nov. sp. A (Arratia y Schultze en prensa) podría representar una sinapomorfía de la especie.

- c. 146- escamas ganoideas particulares es decir con estrías similares a una de escama de tipo amiode y con ganoina reducida. La mayor parte de los paquicórmidos a excepción de los paquicórmidos edéntulos poseen escamas ganoideas con ganoina reducida.
- c. 147- estructura *peg and socket* reducida o ausente. En los paquicórmidos que poseen escamas, éstas no poseen estructura *peg and socket*.
- c. 151- ausencia de microtubérculos en las escamas. En los paquicórmidos con escamas, éstas no poseen microtubérculos.

**Los paquicórmidos podrían ser definidos conforme a una serie de caracteres derivados únicos que son:**

1-Parte anterior del cráneo formada por el rostrodermoetmoides; 2- sector anterodorsal del boca formado por el rostrodermoetmoides portados de los dientes anteriores; 3-supramaxilar, si está presente, ubicada en posición postero-dorsal al maxilar; 3- mandíbula inferior con proceso coronoideo bajo; 4- articulación de la mandíbula inferior con el suspensorio muy por detrás del margen posterior de la órbita; 5- dermoesfenótico ubicado dorsalmente a la órbita o bien postero-dorsalmente; 6- dos grandes suborbitales; 7-presencia de “uroneurales” no homólogos a los uroneurales de teleósteos; 14- presencia de placa hipural con diferente morfología y grado de fusión de hipurales; 8- escamas si están presentes, muy pequeñas, rómbicas y con ganoina reducida; 9- aletas pectorales tipo *scythe-like* (guadaña) al menos en las formas nadadoras veloces; 10- radios de la aleta pectoral bifurcados asimétricamente con patrón en “Y”; 11- complejo temporal de desarrollo variable entre los distintos géneros; 12- presencia de escamas altamente modificadas cubriendo los primeros radios epiaxiales y fulcros epiaxiales de la aleta caudal en las formas nadadoras veloces; 13- presencia de arcos neurales y “uroneurales” ensanchados lateralmente; 14- ausencia de supraorbitales; 15- presencia de placas coronoideas con grandes dientes (en número variable) y numerosos denticulos más pequeños; 16- escasa

o nula segmentación en los radios de la aleta pectoral (sólo se segmentan en el extremo distal); 17- centros vertebrales no osificados y formados en mayor medida por arcocentro; 18- gran desarrollo de supraneurales sigmoidales.

### 5.9 Definición de los Aspidorhynchiformes

Los siguientes caracteres están distribuidos en todos los géneros conocidos:

- c. 44- presencia de un supraorbital.
- c. 46- presencia de suborbitales.
- c. 57- premaxilar fijo.
- c. 60- presencia de premaxilares soldados formando un tubo que penetra en la región etmoidal.
- c. 61- premaxilares que forman gran parte del techo (dérmico) de la región anterior del cráneo.
- c. 76- presencia de predentario.
- c. 97- preopérculo triangular.
- c. 104- ausencia de placa gular.
- c. 108- posición retrasada de las aletas dorsal y anal.
- c. 145- tres hileras de escamas rectangulares en los flancos.
- c. 121- ausencia de fulcros marginales (=fringing fulcra) en el margen de la aleta pectoral.

Los siguientes caracteres tienen distribución restringida entre los distintos miembros del orden:

- c. 97- forma del preopérculo. En general en los aspidorrínquidos es triangular mientras que en las formas argentinas es en L.
- c. 99- canal sensorial del preopérculo. En gran parte de los representantes tiene ramificaciones sobre todo en el margen ventral. Sin embargo en las especies argentinas es completamente simple.
- c. 100- canal accesorio del preopérculo. Está ampliamente distribuido entre los géneros. Sin embargo, las especies argentinas del género *Belonostomus* no tienen canal accesorio del preopérculo.

- c. 116- presencia de pequeño escudo en el lóbulo dorsal de la aleta caudal. Al menos cf. *Belonostomus* sp., *Belonostomus tenuirostris* y *Aspidorhynchus sanzenbacheri* poseen escudos en el lóbulo dorsal de la aleta caudal.
- c. 119- presencia de fulcros marginales (=fringing fulcra) en uno o ambos lóbulos de la aleta caudal (en el margen de la aleta). Al menos en *Belonostomus* y *Aspidorhynchus* están presentes.
- c. 124- presencia de arcos neurales preurales modificados como “uroneurales”. Al menos en *Aspidorhynchus* y *Belonostomus* están presentes.
- c. 150- presencia de ganoina en las escamas. *Aspidorhynchus* no posee ganoina en las escamas (en estado adulto).
- c. 152- interopérculo. Al menos en *Belonostomus* y *Aspidorhynchus sanzenbacheri* el interopérculo está presente.

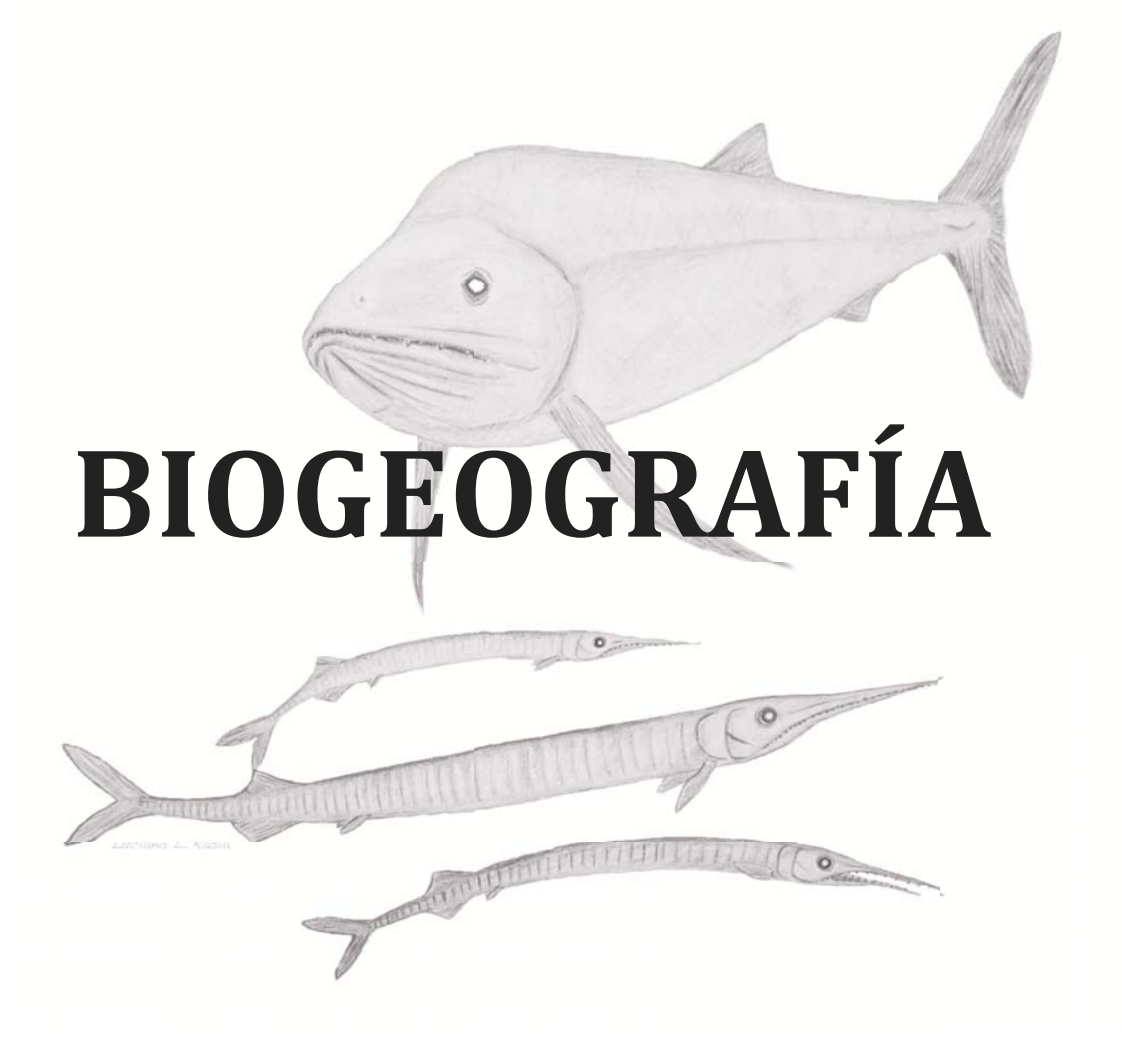
**Los Aspidorhynchiformes podrían ser definidos conforme a una combinación única de caracteres derivados:**

- 1- presencia de predentario; 2- preopérculo triangular; 3-canal accesorio en el preopérculo; 4- posición retrasada del canal sensorial preopercular; 5, tres hileras de escamas rectangulares en los flancos del pez; 6- posición retrasada de las aletas dorsal y anal; 7- premaxilares soldados formando un rostro; cuerpo elongado y afilado; 8- aleta caudal pequeña y ahorquillada; 9- aletas pectorales con pocos radios y de morfología particular (anchos y espatulados); 10- radios de la aleta pectoral sólo segmentados distalmente; 11- presencia de algunos arcos neurales de las vértebras preurales modificados como “uroneurales”; 12- presencia de delicados fulcos marginales (=fringing fulcra) en los márgenes de los lóbulos de la aleta caudal (tipo C de Arratia 2008a); 13- presencia de pequeños escudos precediendo el lóbulo epiaxial o hipoaxial (o ambos) de la aleta caudal; 14- presencia de fulcra basal en ambos lóbulos de la aleta caudal

---

## Capítulo 6

---



"A little inaccuracy sometimes saves a ton of explanation"

Saki

"...when once you have taken the Impossible into your calculations its possibilities become practically limitless..."

Saki

## **.1 Introducción**

La biogeografía es la disciplina que estudia la distribución de los seres vivos en tiempo y espacio. Reconociendo patrones de distribución, proponiendo hipótesis acerca de los procesos que causaron tales distribuciones, proponiendo además un sistema de regionalización biótica (Morrone 2004). Esta disciplina es practicada por ecólogos, paleontólogos, sistemáticos y geógrafos, entre otros. Durante la historia de la biogeografía se han desarrollado varios enfoques diferentes que pueden ser clasificados en dos grandes campos: la biogeografía ecológica y la histórica (Morrone 2004). La biogeografía ecológica analiza patrones de distribución individual o poblacional a nivel local (a escalas temporal y espacial pequeñas) para lo cual tiene en cuenta procesos de adaptación al ambiente y las relaciones entre dichas poblaciones y especies.

La biogeografía histórica o paleobiogeografía analiza los patrones de distribución de las especies y taxones superiores a escala global, en función de factores históricos (procesos tectónicos, movimientos orogénicos, etc.) y macroevolutivos (Myers y Giller 1988).

La paleobiogeografía explora los patrones históricos de la vida, brindando información relevante acerca de los procesos geológicos, ecológicos y evolutivos (Brown y Lomolino 1998). Esta disciplina establece un vínculo entre la biogeografía y la paleontología, incorporando el factor temporal de la historia de la vida en la Tierra al estudio de los patrones de distribución geográfica de los organismos (Lieberman 2000, 2003). Esta disciplina se encuentra enmarcada dentro de la biogeografía evolutiva (Morrone 2009).

Dentro de la biogeografía histórica, la panbiogeografía (Croizat 1958, 1964) ha surgido como una respuesta al dispersalismo de Darwin (1859) y Wallace (1876). La panbiogeografía presupone que las especies se originan en centros de origen y desde ellos se dispersan al azar, atravesando barreras preexistentes y colonizando nuevas áreas.

La panbiogeografía enfatiza la dimensión espacial o geográfica de la biodiversidad para permitirnos una mejor comprensión de los patrones y procesos evolutivos (Craw *et al.* 1999). Así la panbiogeografía es un método que



permite llevar a cabo una exploración inicial de los datos previo al análisis biogeográfico cladístico.

Los patrones de distribución disyunta observados en algunos organismos fueron clásicamente explicados por fenómenos de dispersión, es decir que los organismos se habrían originado en un centro de origen y se dispersaron a través de barreras preexistentes. Como alternativa a esta explicación surgió, a mediados del siglo XX, la vicarianza (Croizat 1964), en donde poblaciones ampliamente distribuidas en el pasado se fragmentaban. Sin embargo, Hooker (1844-60) ya había descubierto que tanto vicarianza como dispersión podían explicar las mismas disyunciones en la distribución de los organismos. Así, por ejemplo, podemos tener una especie que habita dos áreas que en la actualidad son disyuntas, este fenómeno puede deberse a que la especie se encontraba ampliamente distribuida cuando la áreas eran continuas (vicarianza) o bien que la especie se originó en alguna de las áreas y se dispersó a la otra (dispersión) (Morrone 2002).

Como fuera mencionado por Morrone (2004), en realidad la vicarianza incluye la dispersión, aunque esta ocurre antes de que surjan barreras geográficas y las distribuciones geográficas de los organismos evolucionan en dos etapas:

- 1- Cuando los factores geográficos y climáticos son favorables, los organismos pueden colonizar nuevas áreas, expandiendo su área de distribución geográfica de acuerdo a su capacidad de dispersión. Así, las especies adquieren su distribución ancestral o cosmopolitismo primitivo. Claramente esta etapa corresponde a un fenómeno de dispersión.

- 2- Cuando los organismos han ocupado todo el espacio geográfico o ecológico disponible, la distribución se estabiliza. Durante este período es posible el aislamiento espacial de las poblaciones en distintos sectores mediante el surgimiento de barreras geográficas y la consecuente diferenciación de nuevas especies. Este segundo paso corresponde a fenómenos de vicarianza.

Actualmente los análisis biogeográficos cladísticos se basan mayormente en modelos vicariantes ya que los modelos de dispersión pueden explicar casi cualquier patrón de distribución, haciendo que las hipótesis de dispersión sean

resistentes a la falsación (Morrone y Crisci 1995). Las hipótesis de distribución vicariante pueden testearse por concordancia entre la filogenia y los patrones de distribución de distintos organismos. Así, taxones que exhiban patrones de distribución concordantes con la filogenia habrían compartido eventos de aislamiento (Sanmartín y Ronquist 2004). El patrón resultante se representa en un cladograma de áreas que reflejará las relaciones bióticas entre la áreas analizadas (Nelson y Platnick 1981).

### *Homología biogeográfica*

El concepto de homología implica equivalencia de partes y es el procedimiento empleado para establecer comparaciones taxonómicas válidas (de Pinna 1991, Schultze 2008). Partiendo de este concepto y por analogía, la homología biogeográfica puede ser primaria y secundaria.

La homología biogeográfica primaria hace referencia a una historia biogeográfica común postulando que distintos taxones se hayan integrados espacio-temporalmente en un mismo ambiente, aún teniendo medios de dispersión diferentes (Morrone 2001). Un modo de postular hipótesis de homología biogeográfica primaria es a partir de análisis panbiogeográficos comparando trazos individuales de taxones particulares y diferentes con el fin de detectar trazos generalizados o componentes bióticos (Morrone 2004).

La homología biogeográfica secundaria hace referencia a la contrastación de la homología biogeográfica primaria.

La panbiogeografía trata con la homología primaria mientras que la biogeografía cladística trata con la homología biogeográfica secundaria. Ambas disciplinas pueden integrarse en etapas sucesivas de un mismo análisis (Morrone y Crisci 1995, Morrone 2001)

## **6.2 Paleobiogeografía de Gondwana durante el Mesozoico-Paleógeno.**

### **6.2.1 Gondwana en tiempos pangeicos**

Durante el Triásico, (252,6- 201,3 Ma), Gondwana conjuntamente con Laurasia formaban parte del supercontinente Pangea. Las masas emergidas estaban sometidas a climas extremadamente cálidos, característicos del período

*“Hot House”* en el que se encontraba la Tierra en este período (Dickins 1993, Retallack 1999, Kidder y Worsley 2004). Sin embargo, durante el Triásico el clima en Gondwana no habría sido uniforme pudiendo reconocerse, dos provincias bióticas con diferentes condiciones climáticas, una tropical en el sector norte de Gondwana y una templada en el sector sur (Sanmartín y Ronquist 2004). La provincia tropical estaría constituida por el sector norte de Sudamérica, África, Madagascar, India, la parte septentrional de Australia y Nueva Guinea. La segunda incluiría el sector sur de Sudamérica, Antártida, Australia, Nueva Zelanda, Nueva Caledonia y la región austral de África (véase: Amorin y Tozoni 1994, Sanmartín y Ronquist 2004).

### **6.2.2 Desmembramiento de Pangea**

El desmembramiento de Pangea, que tuvo sus inicios en el Triásico (aprox. 250 Ma), continuó durante el Jurásico. El supercontinente comenzó a rotar en diferentes direcciones y con diferentes tasas. El movimiento resultó en la formación de valles, algunos de los cuales se transformaron en los océanos actuales, mientras otros conformarían parte de los depocentros continentales. Durante el Jurásico, las condiciones climáticas eran cálidas y húmedas (*greenhouse*), lo cual era óptimo para el desarrollo y florecimiento de la vida. Consecuentemente con estas condiciones ideales, muchos grupos de organismos se diversificaron durante el Jurásico. Asimismo, mientras Laurasia se separaba de Gondwana se conformaba una ruta entre el Tethys europeo y el Proto-Pacífico. Numerosos organismos (vertebrados e invertebrados) habrían usado esta ruta como medio para su dispersión y/o migración (Figura 6.1).

Entre los peces, las relaciones filogenéticas de los crosognatiformes han servido como evidencia de esta conexión marina en el Jurásico Tardío (Arratia 2008b). Asimismo, el estudio de Arratia (2008b) demuestra la existencia de un área hermana entre Chile y Cuba, la cual a su vez, sería el área hermana de Alemania.

### 6.2.3 Desmembramiento de Gondwana

Gondwana comienza a fragmentarse en el Jurásico medio (aprox. 174 Ma), el bloque oriental de Gondwana, esto es: Madagascar + India + Australia + Antártida, comienza a separarse de África y se desplaza hacia el sudeste (Schettino y Scotese 2005).

En el Cretácico Temprano (aprox. 145 Ma), la parte oriental de Gondwana comienza a fragmentarse en bloques, uno conformado por India + Madagascar y el otro por Australia + Antártida (véase: Ali y Aitchinson 2008). Madagascar e India se habrían separado definitivamente en el límite Cretácico Temprano-Tardío (aprox. 100 Ma), casi simultáneamente comienzan a separarse Australia de Antártida. Sin embargo, existió un contacto relativo a través de Tasmania, contacto que persistió hasta el Eoceno (Lawyer y Gahagan 2003). Sudamérica y África habrían comenzado a separarse a fines del Cretácico Temprano conforme la apertura del Atlántico Sur se hacía efectiva (Storey *et al.* 1995). Sin embargo, el contacto entre el sector norte de Sudamérica y África habría persistido hasta comienzos del Cretácico Tardío (Schettino y Scotese 2005). Sudamérica y Norteamérica habrían estado en contacto intermitentemente por medio del archipiélago del proto-Caribe desde el Cretácico Tardío hasta el Eoceno Temprano (Hay *et al.* 1999).

### 6.3 Distribución paleobiogeográfica de los Aspidorhynchiformes

Los Aspidorhynchiformes tienen distribución cosmopolita encontrándose representados en casi todos los continentes (Europa, Norteamérica, Sudamérica, África, Antártida y Australia) (Figura 6.2). Se han reportado en depósitos marinos y continentales del Jurásico Medio al Cretácico Superior, con una cita para el Paleoceno (Bryant 1987). Recientemente Bogan *et al.* (2011), reportaron restos provenientes de sedimentos continentales del Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano) de la Formación Allen en la Patagonia Argentina.

Según Brito (1997), su origen se remonta por lo menos al Jurásico Temprano y los representantes más antiguos nominados se encuentran en rocas del Jurásico Medio de Inglaterra (*Aspidorhynchus crassus* [Batoniano] y *A. euodus* [Calloviano]) (Brito 1997).

*Aspidorhynchus* se ha registrado en rocas del Jurásico Medio y Superior de Europa, Cuba y Antártida, *Vinctifer* en el Jurásico Superior de Antártida, el Cretácico Inferior de Norteamérica (México), Sudamérica (por ejemplo: Brasil, Venezuela) y África. *Richmondichthys* se encuentra representado únicamente en el Cretácico Inferior de Australia. Por último, *Belonostomus* es el género más ampliamente distribuido registrándose en rocas del Jurásico Superior de Europa y Sudamérica (Argentina), Cretácico Superior de Europa, África (Marruecos), Asia (Líbano, Israel), Norteamérica y Sudamérica (Venezuela, Chile). Algunos restos fragmentarios asignados a la familia Aspidorhynchidae han sido colectados en rocas del Cretácico Superior de Chile (Arratia y Schultze 1999), este ejemplar podría representar un género nuevo ya que presenta características diferentes a los cuatro géneros conocidos.

Durante el Jurásico Tardío los Aspidorhynchiformes se encuentran muy bien representados, son abundantes y tienen una distribución de tipo pangeica, encontrándose en Europa (Ain, Francia; Nusplingen, Solnhofen, Alemania; en los condados de Cambridge, Dorset y Oxford, Inglaterra), Centroamérica (p. ej., Pinar del Río, Cuba), Sudamérica (p. ej., Cantera el Ministerio, Argentina) y Antártida (Isla James Ross) (véase: Brito 1997, 1999, Brito y Ebert 2009, Cione *et al.* 1987, Cione en Leanza y Zeiss 1990, Richter y Thompson 1989).

**Jurásico Tardío:** en rocas de la Formación Jagua (Oxfordiano) de Cuba se describió *Aspidorhynchus arawaki* (Brito 1999). Asimismo, representantes del género *Aspidorhynchus* han sido hallados en rocas del Kimmeridgiano de Inglaterra (*A. fisheri*), Francia (*A. spekodes*) y Alemania (*A. acutirostris*). Por otro lado, en el Titoniano de Antártida se hallaron restos asignados a la especie *A. antarcticus* (Richter y Thomson 1989) que fueron reasignados al género *Vinctifer* (véase: Brito 1997, Arratia *et al.* 2004).

Los representantes más antiguos del género *Belonostomus* provienen de rocas del Kimmeridgiano de Inglaterra (*B. dorsetensis*), Alemania (*B. munsteri*, *B. kochi*, *B. tenuirostris* y *B. sphyraenoïdes*) y Francia (*B. tenuirostris*) (Brito 1997). En Sudamérica el género *Belonostomus* está representado en sedimentos de edad titoniana (Cione en Leanza y Zeiss 1990, esta tesis).

**Cretácico Temprano:** Los géneros *Belonostomus*, *Vinctifer* y *Richmondichthys* se conocen en el Cretácico Temprano más tardío. Así, en el Aptiano de Alemania se encuentra *B. helgolandicus* y en el de Brasil *Vinctifer longirostris*. En el Albiano de Australia: *Richmondichthys sweeti*, México: *Belonostomus* sp. y en el Albiano de Brasil, Venezuela y México, *Vinctifer comptoni* (Brito 1997). Hay un hiato de unos 20 Ma sin registro ya que no se conocen hasta el momento en el Cretácico Inferior más temprano (Berriasiano, Valanginiano, Hauteriviano y Barremiano).

**Cretácico Tardío:** en el Cretácico Tardío la diversidad de la familia disminuye acusadamente ya que queda representada solamente por unas pocas especies del género *Belonostomus*. Así, en el Cenomaniano de Italia y de Marruecos se reportó la presencia de *B. crassirostris*; en el Turoniano de Gran Bretaña, *B. cinctus*; en el Coniaciano de Texas, *Belonostomus* sp. (Brito 1997); en el Maastrichtiano de Bélgica, *Belonostomus* sp. (Friedman 2012b); en el Maastrichtiano de Norteamérica (Alberta, Wyoming y Montana) (Brito 1997). En América del Sur se identificó *B. longirostris* en Chile y Brito y Suárez (2003) confirmaron la misma especie en el Maastrichtiano de la Formación Coli Toro de Argentina, hecho que fuera mencionado anteriormente por Casamiquela (1984, 1992). A excepción de *B. lamarquensis* reportado de sedimentos continentales de la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano) de Argentina (Bogan *et al.* 2011) no se conocen otros aspidorrínquidos exclusivos del Campaniano.

#### 6.4 Distribución paleobiogeográfica de los Pachycormiformes

Los Pachycormiformes al igual que los Aspidorhynchiformes tienen una amplia distribución y son cosmopolitas encontrándose representados en casi todos los continentes y principalmente en sedimentos marinos. Yabumoto *et al.* (2006) hallaron un fragmento (dentario), proveniente de sedimentos no marinos de la Formación Kuwajima (Cretácico Temprano) de Japón aunque esa identificación debería ser revisada.

Los Pachycormiformes están muy bien representados tanto en el Jurásico como en el Cretácico de Europa (Wenz 1968, Mainwaring 1978, Lambers 1988, 1992, Arratia y Lambers 1996, Liston 2006, 2008), Australia (Kear 2007),

Norteamérica (Felix 1890, Loomis 1900, Stewart 1900, Gregory 1923, Friedman *et al.* 2010), Sudamérica (Arratia 1987, Cione *et al.* 1987, Cione y Pereira 1990) y Asia (Woodward 1895, Taverne 1977) (Figura 6.3).

El grupo alcanzó su mayor diversidad en el Jurásico y los ejemplares mejor conocidos provienen de sedimentos de esta edad. Están ampliamente distribuidos en diversas localidades mayormente europeas, algunas de las cuales tienen ejemplares con un excelente estado de preservación, incluso en tres dimensiones (véase: Wenz 1968).

Durante el Cretácico la diversidad del grupo disminuye, estando representados en el Cretácico Tardío sólo por tres géneros (*Protosphyraena*, *Rhinconichthys* y *Bonnerichthys*). Asimismo, durante el Cretácico se observa una tendencia al aumento de tamaño y a la pérdida de los dientes hallándose grandes formas filtradoras. Entre las formas endémicas de Gondwana puede citarse a *Australopachycormus hurleyi* del Cretácico Inferior de Australia (Kear 2007).

**Jurásico Temprano:** en el Jurásico Inferior más tardío estaban distribuidos ampliamente encontrándose formas relativamente pequeñas, nadadoras veloces, análogos a los peces vela (Istiophoridae) y/o atunes (Scombridae) vivientes. Se han reportado en numerosas localidades tetianas. Así por ejemplo, en el Toarciano de Francia, Inglaterra y Alemania se han encontrado representantes de los géneros *Pachycormus* y *Saurostomus* (Lambers 1992). *Pachycormus* ha sido reportado también en rocas del Toarciano de Bélgica e Italia (Woodward 1938, Tintori 1977). *Ohmdenia* y *Prosauropsis* provienen de rocas del Toarciano de Alemania (Friedman 2012a). Especies del género *Euthynotus* provienen del Toarciano de Francia y Alemania (Lambers 1992). *Sauropsis* ha sido hallado en sedimentos del Toarciano de Alemania (Hauff 1953).

**Jurásico Medio:** en el Jurásico Medio más alto (Calloviano), se han reportado los géneros *Hypsocormus*, *Sauropsis*, *Leedsichthys* y *Martillichthys*. El primero en sedimentos del Calloviano superior de Francia e Inglaterra, el segundo y el tercero en sedimentos del Calloviano de Inglaterra (Martill 1991, Lambers 1992, Liston 2006) y *Martillichthys* en el Calloviano de Inglaterra (Liston 2008).



**Jurásico Tardío:** en el Jurásico Tardío los Pachycormiformes estaban muy bien representados aunque la mayoría de sus restos provienen de numerosas localidades de Europa y unas pocas localidades sudamericanas. Así en el Oxfordiano de Francia y Chile se reportó la presencia de ejemplares asignados al género *Leedsichthys* (Woodward 1889, 1890, Arratia 1987a). Este género fue reportado también en sedimentos del Calloviano-Oxfordiano de Chile (Martill *et al.* 1999, Arratia y Schultze 1999, Liston 2006). Restos de paquicórmidos indeterminados se han citado en el Oxfordiano de Cuba (Yasmani Ceballos com. pers.). En el Kimmeridgiano de Francia se han estudiado ejemplares que fueron asignados a los géneros *Pachycormus*, *Orthocormus*, *Hypsocormus*, *Sauropsis*, *Saurostomus* y *Euthynotus* (véase: Wenz 1968 y Lambers 1988, 1992). En el Kimmeridgiano de Cuba se reportó la presencia de *Sauropsis* (Gregory 1923). Finalmente en el Titoniano de Alemania (numerosas localidades) se han reportado representantes de los géneros *Orthocormus*, *Hypsocormus*, *Pseudoasthenocormus* y *Asthenocormus* (Lambers 1988, 1992, Arratia y Lambers 1996). El Titoniano de Sudamérica está brindando numerosos restos de paquicórmidos algunos de los cuales fueron identificados aunque no estudiados en trabajos de Cione *et al.* 1987, Cione y Pereira 1990, Cione 1999, Arratia y Cione 1996; esos ejemplares más otros nuevos son descritos en esta tesis. Estos hallazgos y algunos nuevos reportes que serán estudiados en el transcurso del postgrado, estarían indicando que en el Jurásico Tardío la Cuenca Neuquina de Argentina habría sido un centro de diversificación morfológica y taxonómica de al menos, los paquicórmidos. De este modo, durante el Mesozoico, América del Sur habría jugado un rol importante en lo que respecta a la diversificación de ciertos clados de peces. Hecho similar a lo que se observa con los Crossognathiformes en el Oxfordiano de Chile (Arratia 2008b).

**Cretácico:** durante el Cretácico la diversidad del grupo disminuye. El grupo que reúne a las formas de mediano tamaño y con poderosos dientes quedan restringidas a dos géneros (*Australopachycormus* y *Protosphyraena*) en el Cretácico Temprano. Por otro lado, el grupo caracterizado por grandes formas filtradoras que estaba representado en el Jurásico por dos géneros (*Leedsichthys*



y *Martillichthys*), en el Cretácico Tardío está representado por *Rhinconichthys* y *Bonnerichthys* (Friedman *et al.* 2010).

**Cretácico Temprano:** del Cretácico Inferior más alto (Albiano) de Australia provienen restos del paquicórmido *Australopachycormus hurleyi*, una forma cercanamente relacionada con *Protosphyraena*.

**Cretácico Tardío:** En el Cretácico Superior más bajo (Cenomaniano) de Inglaterra se reportó la presencia de la especie *Rhinconichtys taylori* (Friedman *et al.* 2010), ejemplares de similares características se han hallado en rocas del Cenomaniano de Japón (Friedman *et al.* 2010). En el Cretácico Superior más alto (Coniaciano-Maastrichtiano) de Norteamérica se reportó *Bonnerichthys gladius* (Friedman *et al.* 2010). También durante el Cretácico Superior más alto se han reportado numerosos ejemplares asignados al género *Protosphyraena* provenientes de numerosas localidades de Europa (Inglaterra, Italia, Francia, Bélgica, Rusia), Norteamérica (Canadá, Estados Unidos [California, Kansas]) y Sudamérica (Argentina) (Ameghino 1906, Lambers 1992, Friedman 2012b). Sin embargo, es necesaria y urgente una revisión detallada de este género.

## 6.5 Patrones de distribución

Los organismos pueden tener distribución cosmopolita (organismos que están ampliamente distribuidos alrededor del mundo) o bien ser endémicos (habitando un único sector del planeta, es decir presentando una distribución sumamente restringida).

### 6.5.1 Aspidorhynchiformes

La distribución que presentan los miembros del Orden Aspidorhynchiformes ha sido explicada por vicarianza (Brito 1997). De acuerdo con Brito (1997), el género *Aspidorhynchus* habría tenido una distribución de tipo pangeica y sus primeros registros datarían del Jurásico Medio. La distribución de *Vinctifer* (i.e., Brasil y Antártida), sugiere que el género podría ser endémico de Gondwana y tendría una distribución temporal típicamente cretácica (Aptiano-Albiano). Por otro lado, *Belonostomus* tendría una distribución típicamente

laurásica (sin embargo, ver más adelante), y los registros más antiguos datarían del Jurásico Tardío.

Según Brito (1997), la biogeografía histórica de los aspidorrínquidos demuestra que ya en el Jurásico Temprano el grupo habría tenido una distribución cosmopolita. En el Jurásico Tardío la distribución de los aspidorrínquidos demuestra claramente las vinculaciones entre el Tethys oriental (Europa) y el Pacífico occidental (oeste de Sudamérica) (Schultze y Stöhr 1996). Estas conexiones transoceánicas han sido demostradas cladísticamente para otros grupos de peces, por ejemplo los crosognatiformes (presentes en Europa, Centroamérica y Sudamérica) (véase: Arratia 1994, 1996, 2008b). De acuerdo con estos estudios la localidad jurásica El Profeta (Chile) representaría el área hermana de Pinar del Río (Cuba) y ambas serían áreas hermanas de algunas localidades de Solnhofen (Alemania) (véase: Arratia 1996 fig. 3).

El género *Vinctifer* está representado en Brasil en numerosas localidades (p. ej., Parnaíba, Araripe, Tucano, Sergipe-Alagoas) (Brito 1997, Maisey 2000).

Por otro lado, *Richmondichthys* se encuentra presente exclusivamente en el Cretácico Inferior (Albiano) de Australia; este género presenta muchas características compartidas con *Vinctifer* (véase: Brito 1997, Bartholomai 2004) y estaría cercanamente vinculado con él.

*Belonostomus* es conocido hasta ahora en algunas localidades del Jurásico de Argentina y Europa así como en algunas localidades cretácicas de Venezuela y Argentina. Esta distribución sugiere que a pesar de ser formas pequeñas asociadas a ambientes de plataforma, podrían haber utilizado el Corredor Hispánico como ruta de migración y/o dispersión. Por otro lado, la presencia de *B. longirostris* en el Cretácico de Chile, Venezuela y Argentina es una evidencia de la existencia de una conexión a lo largo de la plataforma marginal pacífica entre Norteamérica y Sudamérica (Brito y Suárez 2003).

En cuanto al nivel dentro de la columna de agua habitado por estos peces se sabe que se desplazaban en aguas poco profundas, en ambiente de plataforma. Así por ejemplo, *Vinctifer* habitaba ambientes de plataforma marginal en el noroeste de Sudamérica en lo que hoy es Venezuela y Colombia (véase: Moody y Maisey 1994, Schultze y Stöhr 1996, Brito 1997, Maisey 2000).

### 6.5.2 Pachycormiformes

Los paquicórmidos eran formas nadadoras activas, capacitadas para recorrer grandes distancias. Sus cuerpos robustos presentan fuertes pedúnculos caudales, aletas pectorales en forma de guadaña, poderosas aletas caudales ahorquilladas y escamas pequeñas con ganoina reducida o ausente que disminuiría el peso del animal y la fricción del agua (incluso algunas formas están completamente desprovistas de escamas). En el Jurásico se encuentran bien representados por numerosas especies, halladas principalmente en Europa (*Pachycormus macropterus*, *P. curtus*, *Saurostomus esocinus*, *Sauropsis elongatus*, *Orthocormus teyleri*, *Euthynotus intermedius* [Wenz 1968], *Hypsocormus insignis*, “*Hypsocormus*” *macrodon*, *Sauropsis longimanus*, *Sauropsis depressus*, *Asthenocormus titanius*, *Pseudoasthenocormus retrodorsalis* y *Orthocormus cornutus* [Lambers 1992]). Todas ellas de mediano tamaño y caracterizadas por la presencia de dientes cónicos con mayor o menor grado de desarrollo y en algunos casos, fuertes colmillos.

En Sudamérica los paquicórmidos se encuentran representados por restos aislados y desarticulados provenientes de rocas del Jurásico Tardío, Oxfordiano de Cordillera de Domeyko, Quebrada del Profeta y Quebrada Corral (Arratia y Schultze 1999, Liston 2006) en el centro y norte de Chile. Asimismo, algunos fragmentos aislados (i.e., fragmentos de elementos de los arcos branquiales) provenientes del Jurásico Medio-Superior de Chile (al este de Antofagasta, en el desierto de Atacama) fueron asignados por Martill *et al.* (1999) a una nueva especie, *Leedsichthys notocetes* (sin embargo ver más adelante).

En Argentina, los restos de paquicórmidos provienen de sedimentos jurásicos titonianos. Todas las formas halladas son de mediano tamaño comparable al de las halladas en Europa. En Argentina las principales localidades portadoras de peces paquicormiformes corresponden a sedimentos de la Formación Vaca Muerta emplazados en las provincias de Mendoza y Neuquén (Dolgopol de Saez 1949, Cione *et al.* 1987, Cione 1999, Cione y Pereira 1990, Arratia y Cione 1996, esta tesis).

Martill *et al.* (1999), mediante la asignación de los restos chilenos a la especie *Leedsichthys notocetes*, reconocieron la presencia de una provincia

biogeográfica Atlanto-Pacífica. Sin embargo, la asignación taxonómica de los restos ha sido puesta en duda recomendándose su asignación a *Leedsichthys problematicus* (véase: Liston 2006). Asimismo, la hipótesis de la existencia de una provincia Atlanto-Pacífica basada en la presencia de *Leedsichthys* en Chile llaman la atención, sobre todo si consideramos que existe evidencia proporcionada por otros peces (por ejemplo: varasíctidos), otros vertebrados (por ejemplo: cocodrilos marinos) e invertebrados (amonites) sobre la existencia de posibles conexiones entre el Proto-Pacífico y el Mar de Tethys durante el Jurásico (véase: Hallam 1977, 1983, Gasparini 1992, Arratia 1994).

## 6.6 Rutas de dispersión

El desarrollo del Tethys durante el Mesozoico se inició en el Triásico como consecuencia del desmembramiento de Pangea, este mar se extendía de este (Europa y Norte de África) a oeste (Caribe y Norte de Sudamérica). Conforme Laurasia se separaba de Gondwana en la región del Caribe se creó paulatinamente una cuenca, formando el mar epicontinental en primera instancia el que posteriormente daría origen al Mar del Caribe o Corredor Hispánico. Durante el Triásico Tardío al Jurásico Medio se desarrolló, entre las áreas cratónicas de Sudamérica y Norteamérica, una cuenca epicontinental silicoclástica en respuesta a la migración hacia el este del Tethys (Anderson y Schmidt 1983).

La presencia de reptiles marinos registrados en el Jurásico Medio del Sudeste del Pacífico (Gasparini 1992, Gasparini y Fernández 1996) sugiere que el oeste del mar epicontinental podría haber estado atravesado por canales más profundos, probablemente a lo largo de grábenes y hemigrábenes producidos por extensión de la corteza. Esta hipótesis está apoyada por la existencia de facies de margen continental y marino en el Batoniano-Bajociano en el oeste de Cuba (Formación San Cayetano), en este sector la sedimentación sugiere la presencia de paleosuelos con facies fluvio-lacustres dentro de depósitos marinos (Haczewski 1976, Pszczolkowski 1978) y por la presencia de grábenes y hemigrábenes en el este y sur de Norteamérica (Pindell 1994). Este mar

epicontinental no debe ser confundido con el Corredor Hispánico ya que representa su precursor (Iturralde-Vinent y McPhee 1999).

La cuenca del Caribe habría comenzado a desarrollarse en el Jurásico Medio (Bajociano-Batoniano) debido a que se estaba formando corteza oceánica entre el oeste de Laurasia (Norteamérica) y el oeste de Gondwana (Sudamérica) (Figura 6.4). Hay evidencia de masas emergidas rodeando este corredor marino; evidenciadas por la presencia de vegetación típica de regiones costeras en numerosas localidades jurásicas de México y Cuba (Areces-Mallea 1990).

En la región correspondiente a Norteamérica, en Laurasia, una transgresión marina de gran magnitud tuvo lugar durante el Oxfordiano. En la porción correspondiente a Sudamérica en Gondwana la transgresión principal se produjo durante el Cretácico inferior (Iturralde-Vinent y McPhee 1999). El Corredor Hispánico se ensanchó notablemente como consecuencia de la expansión del lecho oceánico en el Jurásico Medio a Cretácico Temprano (Pindell 1994). La corteza oceánica y los sedimentos allí depositados se encuentran representados en la actualidad en Guatemala, Antillas, Aruba/Tobago, las montañas Caribeñas y los Andes Venezolanos y Colombianos) por ofiolitas deformadas y grandes sistemas de pliegues.

El Corredor Hispánico fue planteado en respuesta a una asociación de amonites particular hallada en Venezuela y que se vio tenía vinculaciones con asociaciones similares halladas en el Tethys. De este modo, Venezuela representaría un punto de unión entre la parte norte de los Andes (en Perú) y el Tethys (España y África) (véase: Bartok *et al.* (1985)). De este modo, se planteó que el sector norte de los Andes en Venezuela habría sido parte del Corredor Hispánico conectando el Océano Pacífico con el Tethys durante el Jurásico Temprano-Medio, momento en el que el Golfo de México estaba cerrado o bien era hipersalino. El Corredor Hispánico habría existido por un período temporal no muy largo debido a que existen evidencias que sugieren que el Caribe se originó durante el Calloviano (Anderson y Schmidt, 1983). La apertura del Caribe en el Jurásico Tardío – Cretácico Temprano proveyó el mecanismo mediante el cual se consumió placa a lo largo de un complejo arco-isla que migró progresivamente hacia el sur (Bartok *et al.* 1985).

Existe evidencia de intercambio faunístico de invertebrados entre el oeste de Sudamérica y el oeste del Tethys desde el Toarciano (Riccardi 1991, Damborenea 2000, entre otros). De este modo para explicar la distribución de ciertos representantes de la fauna marina durante el Jurásico Tardío (Oxfordiano), se planteó que el “Corredor Hispánico o Mar del Caribe”, que vinculaba el Tethys europeo con el Proto-Pacífico sirvió como ruta de migración y/o dispersión para la fauna (Iturralde-Vinent y Norell 1996). Sin embargo, existieron también otros corredores que se habrían originado como consecuencia de la separación de Laurasia y Gondwana (Riccardi 1991). Actualmente, además de los elementos faunísticos, tanto la estratigrafía como las curvas de nivel del mar apoyan la existencia de ambiente marino desde el Bajociano en el sector comprendido por el Corredor Hispánico, corroborando la hipótesis de una conexión marina entre el Tethys y el este del Océano Pacífico (Iturralde-Vinent 2003).

La conexión entre el Tethys y el Océano Pacífico permitió en primera instancia un intercambio faunístico limitado, sólo organismos que habitaban aguas poco profundas fueron capaces de utilizarlo (Damborenea 2000), pero con el tiempo esta vía se amplió cada vez más permitiendo el intercambio de animales que habitaban tanto aguas abiertas como poco profundas. El intercambio faunístico estuvo limitado al Batoniano-Oxfordiano, siendo mayor en el Oxfordiano (Gasparini, 1978, 1992, 1996; Gasparini y Fernández 1996, Iturralde-Vinent y Norell 1996, Damborenea 2000, Arratia *et al.* 2004).

La apertura del Mar del Caribe o Corredor Hispánico ocurrió con la separación completa de Laurasia de Pangea. Este mar debe entenderse como una cuenca oceánica ubicada entre las masas continentales de Norteamérica y Sudamérica. El Corredor Hispánico (Figura 6.5) habría sido la ruta de dispersión y/o migración para numerosos organismos entre los que se pueden citar peces (p. ej., algunos paquicórmidos, algunos varasíctidos, picnodontiformes, ictiodectiformes, aspidorrínquidos [p. ej., Arratia 2008b, Kriwet y Klung 2008]), cocodrilos (Gasparini 1992, 1997, 2005, Gasparini y Iturralde-Vinent 2001, Iturralde-Vinent y Norell 1996), ictiosaurios (Fernández y Iturralde-Vinent 2000), tortugas marinas (de la Fuente y Iturralde-Vinent 2001) y plesiosaurios

(Gasparini *et al.* 2002). Asimismo, la existencia del Corredor Hispánico representó una ruta de dispersión para los invertebrados neotónicos como los amonites (Aberham 2001).

Entre los peces que utilizaron el Corredor Hispánico como ruta de dispersión y/o migración se puede citar al picnodontiforme *Gyrodus*. Este género tuvo su mayor diversidad taxonómica y distribución geográfica durante el Jurásico Tardío (Kriwet y Schmitz 2005), encontrándose representado también en rocas del Oxfordiano de Chile y en sedimentos del Oxfordiano de Cuba (Formación Jagua). Estos hallazgos estarían indicando que *Gyrodus* habría migrado o se habría dispersado hacia el oeste (Kriwet 2000). La mayor parte de los registros marinos de *Gyrodus* ocurren en depósitos de plataforma cercanos a la costa (Kriwet 2001), así, el modo de vida del pez fue considerado análogo al observado en peces de arrecifes de coral vivientes (Kriwet y Schmitz 2005). Esto es, asociado a estructuras coralinas y con poca o nula capacidad para recorrer grandes distancias a nado. Sin embargo, Kriwet y Schmitz (2005) mencionan que la presencia de un pedúnculo caudal marcado, la aleta caudal profundamente ahorquillada y aletas dorsal y anal falcadas conducen a pensar que, a pesar de poseer un cuerpo alto y aplanado lateralmente, el modo de natación utilizado por este pez habría sido más eficiente que el presente en otros picnodontidos y consecuentemente no sería un habitante netamente costero sino que habría tenido un estilo de vida más pelágico, con lo cual estaría capacitado para atravesar grandes y profundas cuencas marinas, condición evidentemente necesaria para explicar su amplia distribución geográfica.

Para explicar la distribución de otras formas, por ejemplo los condictios, Kriwet y Klug (2008) sugieren que tanto eventos de dispersión como vicariantes habrían sido necesarios para explicar el patrón biogeográfico de los neoseláceos del Jurásico Tardío. Por otro lado, los peces costeros o habitantes de la plataforma continental, tales como otros picnodontidos y aspidorrínquidos, estarían sujetos a vicarianza cuando se encuentran fuertemente afectados por barreras físicas. Las barreras que podrían haber impedido la dispersión de los peces incluyen: corrientes marinas, cambios en la salinidad y la temperatura del



agua superficial, aumento de la profundidad y un aumento en el aporte de agua dulce y sedimento proveniente de los ríos (Cavin *et al.* 2008).

El extremo sur de América del Sur habría jugado roles importantes en cuanto a la diversificación de ciertos clados de peces. La Cuenca Neuquina de Argentina habría sido un centro de origen y diversificación morfológica y taxonómica de al menos, los paquicórmidos.

## 6.7 Paleoclima

Los gradientes latitudinales en la biodiversidad son una característica de las faunas actuales. Estos cambios están a menudo relacionados con gradientes en la temperatura y por lo tanto al observar modificaciones en la biodiversidad del pasado se podrían estimar regímenes paleoclimáticos (Kiessling 2010). Teóricamente, un gradiente térmico pronunciado generará un gradiente latitudinal en la biodiversidad, acusado y la diversidad máxima se encontrará lejos del ecuador. Contrariamente, un gradiente térmico menos pronunciado, resultará en un gradiente latitudinal menos pronunciado en la biodiversidad y de distribución unimodal. Estudios realizados en organismos marinos han demostrado que en el Mesozoico existió una importante disminución en la biodiversidad en latitudes altas (entre los 30° en el Triásico Tardío en el Pacífico oriental y los 50° en el Jurásico Tardío en el sector del Tethys). Estos estudios apoyan la hipótesis de que en el Mesozoico el gradiente térmico no fue acusado y que el clima fue más cálido que el presente en la actualidad (Kiessling 2010).

Por otro lado, se ha comprobado que durante la transición Calloviano-Oxfordiano hubo un descenso en la temperatura del agua de mar, la identificación de esta caída en la temperatura se realizó mediante la identificación de isótopos de oxígeno en dientes de tiburones, rostros de belemnites, y conchillas de bivalvos (Donnadieu *et al.* 2011).

Así, el Mesozoico fue quizás el periodo más cálido de la historia de la Tierra. De acuerdo con datos geológicos, el clima durante el Mesozoico habría sido seco y cálido. Durante el Triásico el clima habría sido árido y seco ya que el supercontinente Pangea se encontraba en latitudes altas. Evidencia de la



presencia de climas áridos y secos son grandes depósitos evaporíticos (Parrish *et al.* 1982).

### 6.7.1 Paleoclima en el Jurásico

Durante el Jurásico Temprano y Medio existió un Megamonzón que hizo que el sector central de Pangea fuera cálido y árido con gran cantidad de zonas desérticas rodeadas por humedales (Parrish 1993). Las consecuencias típicas de un evento de este tipo son: lluvias abundantes y estacionales concentradas en los meses de verano y pequeñas variaciones en la temperatura anual (Dubiel *et al.* 1991). Durante el Jurásico Temprano y hasta el Bajociano, la presencia de asociaciones de quistes de dinoflagelados en rocas de la Cuenca Neuquina están caracterizadas por una baja diversidad específica (Volkheimer *et al.* 2008). Conforme el clima comenzaba a cambiar en el Jurásico Tardío, gran parte del extremo sur de Sudamérica estuvo sujeto a condiciones de aridez extrema en cuyo pico de aridez se depositaron grandes bancos de yeso y anhidrita (Formación Auquilco) (Figura 6.6). Asimismo, la diversidad específica de las asociaciones de quistes de dinoflagelados aumentó progresivamente en el Jurásico Tardío. Este aumento en la diversidad específica podría estar reflejando la tendencia al aumento de temperatura (tendencia a clima más cálido) durante el Jurásico Tardío (Volkheimer *et al.* 2008). La presencia de cocodrilos marinos (en su mayoría de la familia Metriorhynchidae) en rocas del Jurásico Medio-Tardío de la Cuenca Neuquina podrían indicar que la temperatura del agua no sería inferior a los 20° C, al menos durante largos periodos de tiempo, ya que una disminución acusada en la temperatura podría conducir al malfuncionamiento fisiológico de estos animales (Volkheimer *et al.* 2008). De igual manera, los datos isotópicos realizados para sedimentos de la Cuenca Neuquina han arrojado temperaturas de entre 24 y 27° C durante el Jurásico Tardío (Gasparini *et al.* 2002).

---

## Capítulo 7

---



# CONCLUSIONES

“Momo comenzó a sorprenderse de que se pudiera andar tan lentamente y avanzar tan de prisa”  
Michel Ende – Momo

“Nature never appeals to intelligence until habit and instinct are useless. There is no intelligence where there is no need of change.”

H.G. Wells – The Time Machine

## **7.1. Conclusiones**

El objetivo principal de este trabajo de Tesis Doctoral fue realizar aportes al conocimiento de los actinopterigios presentes en sedimentos marinos jurásicos de la Cuenca Neuquina de Argentina, analizando las relaciones filogenéticas de los taxones y su distribución geográfica.

Para llevar a cabo este objetivo se estudió con el mayor detalle posible la diversidad íctica presente en la Cuenca Neuquina determinando que las formas más abundantes eran aquellas representadas por miembros de los Órdenes Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes, con lo cual se procedió a la descripción anatómico - osteológica de los ejemplares comparándolos con formas coetáneas halladas en sedimentos de diferentes localidades europeas, principalmente en las calizas litográficas de Solnhofen-Eichstätt.

Partiendo de estas descripciones detalladas se ejecutó un análisis filogenético. El objetivo no sólo fue estudiar las relaciones de las formas presentes en la Cuenca Neuquina sino intentar dilucidar la posición filogenética de ambos órdenes en el contexto de los neopterigios como así también analizar y poner a prueba las hipótesis de relaciones intergenéricas propuestas anteriormente por distintos autores.

Por otro lado, teniendo en cuenta los patrones de distribución de los miembros de ambos órdenes se intentó explicar el patrón de distribución observado y se hizo hincapié en las rutas de migración/dispersión posiblemente utilizadas por los peces que habitaron en la Cuenca Neuquina de Argentina. Asimismo, se analizaron brevemente las condiciones tafonómicas de los ejemplares hallados.

Dentro de este marco y de acuerdo con los objetivos particulares planteados, se detallarán a continuación las conclusiones del presente trabajo de tesis doctoral. Asimismo se detallarán las conclusiones generales alcanzadas.

### **Sistemáticos-**

Todas las descripciones realizadas en la presente tesis serán publicadas próximamente y por tal motivo se las nombra aquí siguiendo los lineamientos del

Código Internacional de Nomenclatura Zoológica ICZN (Capítulo 3, artículos 7-9), esto es, nombrándolas informalmente siguiendo un orden alfabético.

A modo de conclusiones generales de las descripciones anatómicas detalladas realizadas en esta tesis doctoral se desprende que:

- ✓ El trabajo que aquí se presenta conforma una revisión de trabajos previamente publicados así como el estudio detallado de material colectado que no había sido descrito.
- ✓ El presente trabajo consiste en una revisión histórica de los dos principales órdenes objeto de estudio (Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes).
- ✓ Se redescubrieron y estudiaron materiales previamente estudiados y se los consideró válidos.
- ✓ Las especies previamente descritas fueron asignadas a distintos grupos taxonómicos a saber: *Notodectes argentinus* se asignó formalmente al Orden Pachycormiformes y "*Pholidophorus argentinus*" al Orden Aspidorhynchiformes.
- ✓ Se construyó una matriz de datos de 49 taxones por 152 caracteres morfológicos que fue utilizada en el análisis filogenético donde se analizó la posición filogenética de Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes en el contexto de los Neopterygii.
- ✓ Se presenta una diagnosis revisada de los órdenes Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes.
- ✓ Se analizan las interrelaciones de los miembros de los órdenes Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes.
- ✓ Se reporta por primera vez en Argentina la presencia de paquicórmidos edéntulos.
- ✓ Se describen formalmente y por primera vez peces provenientes de las calizas litográficas del Miembro Los Catutos de la Formación Vaca Muerta de Argentina.
- ✓ Se describen por primera vez para las calizas litográficas de Los Catutos, ejemplares que presentan contenido estomacal.

## A- Pachycormiiformes:

- ✓ Se redescribió el material tipo de *Notodectes argentinus* Dolgopol de Saez 1949 y se lo asignó al Orden Pachycormiiformes.
- ✓ Se presenta una diagnosis del género *Notodectes*.
- ✓ *Notodectes* es considerado un género válido.
- ✓ *Notodectes argentinus* es considerada una especie válida.
- ✓ Se describieron dos nuevos géneros y especies de Pachycormiiformes que se designan como Pachycormiiformes gen. et sp. nov. A y Pachycormiiformes gen. et sp. nov. B. ambas halladas en sedimentos del Miembro Los Catutos, Formación Vaca Muerta en la provincia del Neuquén.
- ✓ Pachycormiiformes gen. et sp. nov. B es una aleta caudal que fue asignada al grupo de paquicórmidos edéntulos. En un principio se pensó que podría ser asignada a cf. *Asthenocormus* sp. por presentar similitud en las estructuras que conforman la aleta caudal. Sin embargo, el análisis filogenético las ubica en nodos completamente diferentes (nodo 66 y 65) con lo cual es conveniente considerarla un género diferente.
- ✓ Se refirieron y describieron numerosos ejemplares de Pachycormiiformes indeterminados.

## B- Aspidorhynchiformes:

- ✓ Se redescribió el material tipo de "*Pholidophorus argentinus*" Dolgopol de Saez y se lo asignó al Orden Aspidorhynchiformes, quedando formalmente denominado como Aspidorhynchiformes indeterminado.
- ✓ Con base en material mencionado y asignado al Orden Aspidorhynchiformes en los trabajos de Cione *et al.* (1987), Cione (1990) y nuevo material hallado, se describieron dos nuevas especies del género *Belonostomus*.
- ✓ Se describieron y figuraron caracteres que no habían sido observados antes en representantes del orden (p. ej., canal accesorio del preopérculo).
- ✓ Se describieron brevemente representantes alemanes recientemente hallados en las calizas litográficas de Ettling los cuales fueron asignados aquí como cf. *Belonostomus* sp.

## **Análisis Filogenético-**

Del análisis filogenético realizado se desprenden las siguientes conclusiones:

- ✓ Los resultados de los dos análisis efectuados (con caracteres ordenados y desordenados) mostraron a *Aspidorhynchiformes* y *Pachycormiformes* como grupos hermanos conformando un clado.
- ✓ Ambas hipótesis filogenéticas (con caracteres ordenados y desordenados) corroboraron que los paquicórmidos argentinos representan taxones diferentes.
- ✓ El cladograma de consenso hallado en ambos análisis (con caracteres ordenados y desordenados) mostró que para el Jurásico Tardío en la Cuenca Neuquina hubo diversificación morfológica y taxonómica de ciertos clados (paquicórmidos).
- ✓ No hay consenso acerca del grupo hermano del clado (*Aspidorhynchiformes*, *Pachycormiformes*). El análisis con caracteres ordenados mostró una politomía de grado tres entre holósteos, teleósteos y (paquicórmidos y aspidorrínquidos). Sin embargo, el análisis con los caracteres desordenados mostró a los holósteos como grupo hermano de (aspidorrínquidos y paquicórmidos).
- ✓ Se listaron las sinapomorfías del clado (*Aspidorhynchiformes* + *Pachycormiformes*).
- ✓ La hipótesis filogenética corroboró la monofilia de los *Aspidorhynchiformes*.
- ✓ Se presentó una diagnosis revisada del Orden *Aspidorhynchiformes*.
- ✓ Las relaciones de los miembros del orden *Aspidorhynchiformes* son fuertes y están bien soportadas.
- ✓ Los géneros (*Belonostomus* y *Aspidorhynchus*) forman un clado del cual (*Vinctifer* y *Richmondichthys*) representa su grupo hermano, conforme a la hipótesis previa de Arratia (1999).
- ✓ En la hipótesis filogenética aquí presentada, los ejemplares argentinos asignados al género *Belonostomus* tienen como grupo hermano a las formas alemanas halladas en las calizas litográficas de Ettling.
- ✓ La hipótesis filogenética corroboró la monofilia de los *Pachycormiformes*.

- ✓ Se presentó una diagnosis revisada del Orden Pachycormiformes.
- ✓ La hipótesis filogenética dio como resultado la monofilia del clado compuesto por los paquicórmidos edéntulos. Sin embargo, las relaciones entre los distintos géneros no están resueltas.
- ✓ La hipótesis filogenética aquí propuesta no tiene un soporte fuerte para las relaciones observadas entre los miembros del Orden Pachycormiformes siendo necesario un estudio más detallado de ciertas formas y la evaluación de ciertos caracteres.
- ✓ *Notodectes argentinus* y Pachycormiformes gen. et sp. nov A no tienen una posición resuelta en el cladograma. Sin embargo, se ubican basalmente a los representantes jurásicos del género *Orthocormus*.
- ✓ En el presente análisis y a diferencia de lo establecido por Friedman (2012a), *Ohmdenia multidentata* se ubicó en una posición basal conformando un clado con *Saurostomus esocinus*. Este clado representa el grupo hermano del clado que reúne formas con colmillos (*Hypsocormus* y *Orthocormus*).
- ✓ El grupo hermano del clado (Aspidorhynchiformes, Pachycormiformes) quedó sin resolver.
- ✓ Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes son considerados aquí Neopterygii *incertae sedis*.

### **Estratigráficos-**

- ✓ Se determinó con la mayor precisión posible la posición geográfica de los taxones estudiados.
- ✓ La unidad portadora de peces no pudo ser explotada en mayor detalle durante el presente trabajo de tesis. Sin embargo, es necesario mayor trabajo de campo en el área.
- ✓ Los materiales estudiados en esta tesis provienen de colecciones de los museos de La Plata y Zapala el cual fue suficiente para llevar a cabo estos estudios.
- ✓ Se estableció el rango estratigráfico de los taxones estudiados el cual en el caso de los Aspidorhynchiformes es Titoniano medio-Tardío-Berriasiano

Temprano. Mientras que en el caso de los Pachycormiformes es Titoniano Medio-Tardío.

- ✓ En cuando a la composición ictiofaunística de los sedimentos Jurásicos de la Cuenca Neuquina se puede mencionar que hasta el momento además de las formas aquí descritas: Pachycormiformes (*Notodectes argentinus*, Pachycormiformes gen. et sp. nov. A, Pachycormiformes gen. et sp. nov. B y Pachycormidae indet.), Aspidorhynchiformes (*Belonostomus* nov. sp. A, *Belonostomus* nov. sp. B, Aspidorhynchidae indet. [*Pholidophorus argentinus*"]) se hallaron también condriictios (Bathomorphii e Hybodontidae), numerosos osteíctios (Semionotiformes, Teleostei *sensu stricto* (cf. Arratia 2004), "Pholidophoriformes" y posibles Coelacanthiformes).
- ✓ La Cuenca Neuquina de Argentina habría representado un área de diversificación morfológica y taxonómica al menos para los Pachycormiformes.
- ✓ En cuanto al ambiente habitado por las formas estudiadas en esta tesis se puede mencionar que los Pachycormiformes presentes en la Cuenca Neuquina están representados por dos grupos: los grandes nadadores pelágicos y filtradores (Pachycormiformes gen. et sp. nov. B) y las formas medianas, nadadoras activas en aguas pelágicas tanto en ambiente cercano a la costa como alejado de la costa e ictiófagas (*Notodectes argentinus* y Pachycormiformes gen. et sp. nov. A). Los Aspidorhynchiformes presentes en la Cuenca Neuquina de Argentina agrupan formas carnívoras, ictiófagas de pequeño a gran tamaño que habrían habitado en aguas pelágicas superficiales o bien hábitat costero.

### **Biogeográficos-**

- ✓ Durante el Jurásico Tardío, la Cuenca Neuquina de Argentina representó un área de diversificación morfológica y taxonómica para ciertos clados de peces (al menos para los paquicórmidos)
- ✓ Los peces que habitaban en la Cuenca Neuquina podrían haber utilizado tanto el Corredor Hispánico como el Corredor o Pasaje Transeritreo ya que



tanto en Antártida como en Cuba, se han encontrado restos de Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes. Sin embargo, en Cuba los restos, son mucho más numerosos y están mejor representados. Es posible que la ruta a través del Corredor Hispánico haya sido la vía de dispersión más utilizada por ambos grupos debido a que la temperatura del agua en ese sector era más cálida. Por otro lado, la temperatura del agua marina en la zona del corredor Transeritreo habría sido más fría haciendo que probablemente, un menor número de formas la utilizaran como vía de dispersión y/o migración.

- ✓ Los Pachycormiformes se encuentran más ampliamente distribuidos que los Aspidorhynchiformes.
- ✓ Los representantes del género *Belonostomus* tienen la distribución más amplia del Orden Aspidorhynchiformes.

#### **Análisis tafonómico-**

- ✓ Se presenta el primer análisis tafonómico preliminar de los peces presentes en las calizas litográficas del Miembro Los Catutos de la Formación Vaca Muerta.
- ✓ Del análisis tafonómico se desprende que las formas más ampliamente distribuidas corresponden al Orden Pachycormiformes.
- ✓ Sólo un 25% de los peces están completamente articulados. Más de un 60% de los peces presentes están representados por material fragmentario.
- ✓ Un 58% de los ejemplares analizados tienen las escamas preservadas *in situ*.
- ✓ En las formas en las cuales se preservó la columna vertebral, el grado de arqueamiento es variable, siendo más numerosas las formas con la columna recta, seguidas por las que presentan la columna arqueada (ventralmente y/o en "S").
- ✓ Las aletas están articuladas en un 47% de los ejemplares. La aleta caudal y pectorales son las que comúnmente se preservan.
- ✓ No se observaron evidencias de organismos bioturbadores.

- ✓ La disposición de las escamas y el grado de desarticulación observado podría deberse a la presencia de microorganismos carroñeros. Sin embargo, no fueron observados en las muestras estudiadas.
- ✓ Los peces habrían permanecido poco tiempo expuestos y habrían sido sepultados rápidamente.
- ✓ No existieron corrientes de fondo que alteraran a los organismos.
- ✓ Muy pocos ejemplares estuvieron sometidos a flotación.
- ✓ No hay evidencia marcada de deformación *post-mortem*.
- ✓ El ambiente en el cual se depositaron los peces habría sido disaeróbico. No habrían existido carroñeros o bien estos serían poco numerosos o habrían actuado por un período temporal muy corto.
- ✓ Los peces fueron enterrados rápidamente y la descomposición se interrumpió tempranamente permitiendo la buena preservación de las formas.

#### **Perspectivas futuras-**

- ✓ En el caso particular de los Neopterigios basales, reviste mucha importancia el estudio detallado de las estructuras caudales, consecuentemente resulta de suma urgencia la revisión detallada de las homologías entre los diferentes elementos que conforman el esqueleto caudal en estas formas.
- ✓ Es muy importante el hallazgo y estudio de nuevo material de esta forma edéntula que permita codificar un mayor número de caracteres para el taxón lo que permitirá referirlo con mayor certeza.
- ✓ Resulta de interés el hallazgo y estudio de detalle de nuevo y más completo material de los tres géneros argentinos (*Notodectes argentinus*, Pachycormiformes gen. et sp. nov. A y Pachycormiformes gen. et sp. nov. B) con el fin de definir su posición en la filogenia y la relación con otras formas.
- ✓ Es importante una exploración y explotación de las calizas litográficas de Los Catutos para poder analizar parámetros tafonómicos que sólo pueden ser evaluados en el campo (p. ej., orientación respecto de las corrientes) y

que no pudieron ser analizados durante este trabajo por tratarse de material ya colectado.

- ✓ Asimismo se plantea la necesidad de coleccionar más material para ampliar las descripciones de las especies así como para ampliar el panorama ictiofaunístico del área.
- ✓ Se planea realizar un análisis biogeográfico más exhaustivo teniendo en cuenta varios clados de peces. Observando si para los otros peces presentes, la Cuenca Neuquina representó un área de diversificación morfológica y taxonómica como lo fue para los paquicórmidos.
- ✓ Se planea realizar un análisis ecomorfológico de las formas halladas y una reconstrucción del ambiente habitado por los peces del área.
- ✓ Se planea una comparación en cuanto al ambiente que habitaban las formas aquí estudiadas y las formas coetáneas de Europa.
- ✓ Se planea realizar una reconstrucción de las relaciones tróficas de los peces presentes en los sedimentos marinos jurásicos de la Cuenca Neuquina de Argentina.

## Bibliografía

- Aberhan, M. 2001. Bivalve paleogeography and the Hispanic corridor: time of opening and effectiveness of a proto-Atlantic seaway. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 165: 375-394.
- Agassiz, L. 1932. Untersuchungen über die fossilen Fische der Lias-Formation. *Neues Jahrbuch für Geologie Mineralogie Geogn. Geol. Petr.* 3: 139-149.
- \_\_\_\_\_. 1833-44. *Recherchessur les Poissons fossiles*. Neuchatel. 5 vols. 1420pp., con suplemento.
- \_\_\_\_\_. 1934. Abgerissene Bemerkungen über fossile Fische. *Neues Jahrbuch für Geologie Mineralogie Geogn. Geol. Petr.* 4: 379-390.
- \_\_\_\_\_. 1941. On the fossil fishes found by Mr. Gardner in the Province of Ceará, in the North of Brazil. *Edinburgh New Philosophical Journal* 30: 82-84.
- Aguirre-Urreta, M.B. y Rawson, P.F. 1997. The ammonite sequence in the Agrio Formation (Lower Cretaceous), Neuquén Basin, Argentina. *Geological Magazine* 134: 449-458.
- \_\_\_\_\_, y Scasso, R. A., 1998. Callianásidos (Crustacea, Decapoda) de la Formación Vaca Muerta (Tithoniano) del Neuquén. *Resúmenes 7° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* p. 95.
- \_\_\_\_\_, Concheyro, A., Lorenzo, M., Ottone, E.G. y Rawson, P.F. 1999. Advances in the biostratigraphy of the Agrio Formation (Lower Cretaceous) of the Neuquén Basin, Argentina: ammonites, palynomorphs and calcareous nanno- fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 150: 33-47.
- \_\_\_\_\_, Rawson, P.F., Concheyro, A.; Bown, P.B. y Ottone, E.G. 2005. Lower Cretaceous Biostratigraphy of the Neuquén Basin. In: *The Neuquén Basin: A Case Study in Sequence Stratigraphy and Basin Dynamics*. Veiga G.D., Spalletti L.A., Howell J.A., Schwarz E. (eds). Geological Society: London; Special Publication 252: 57-81.
- \_\_\_\_\_, Amaro Mourgues, F., Rawson, P.F., Bulot, L.G. y Jaillard E. 2007. The Lower Cretaceous Chañarcillo and Neuquén Andean basins: ammonoid bioestratigraphy and correlations. *Geological Journal* 42: 143-173.
- \_\_\_\_\_, Casadío, S., Cochowolski, M., Lazo, D. y Rodríguez, D. 2008. Afinidades paleobiogeográficas de los invertebrados cretácicos de la Cuenca Neuquina. *Ameghiniana* 45 (3): 593-613.
- Ali, J. R. y Aitchison, J. C. 2008. Gondwana to Asia: Plate tectonics, paleogeography and the biological connectivity of the Indian sub-continent from the Middle Jurassic through latest Eocene (166-35 Ma). *Earth Science Review* 88: 145-166.
- Allison, P. A. 1986. Soft-bodied animals in the fossil record: The role of decay in fragmentation during transport. *Geology* 14: 979-981.

- \_\_\_\_\_ y Bottjer, D. J. 2010. Taphonomy: Bias and Process Through Time En: Allison, P. E. y Bottjer, D (eds.) Taphonomy, Segunda edición. Springer.
- \_\_\_\_\_ y Briggs, D. E. G. 1993. Exceptional fossil record: Distribution of soft-tissue preservation through the Phanerozoic. *Geology* 21: 527–530.
- Alonso, M. S. y Scasso, R. A., 1998. Asociaciones de arcillas en ciclos marga-caliza del Jurásico superior del Neuquén. *Actas 10° Congreso Latinoamericano de Geología y 6° Congreso Nacional de Geología Económica*, 1: 213, Buenos Aires.
- Alvarado-Ortega, J. 1998. Los Ichthyodectiformes mexicanos: Un análisis de su diversidad. Alvarado-Ortega J. Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Avances en la Investigación, Paleontología de Vertebrados, Publicación especial 1:109-119.
- \_\_\_\_\_, 2005. Sistemática de los peces Ichthyodectiformes de la Cantera de Tlayúa, Puebla, México. Tesis Doctoral inédita.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé Supérieur et du Tertiaire de Patagonie. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural Serie 3*, 8: 568 pp.
- Amorin, D. S. y Tozoni, S.H.S. 1994. Phylogenetic and biogeographic analysis of the Anisopodoidea (Diptera, Bibionomorpha), with an area cladogram for intercontinental relationships. *Revista Brasileira de Entomologia* 38 (3/4): 517-543.
- Anderson, T., y V. Schmidt 1983. The evolution of Middle America and the Gulf of Mexico-Caribbean region during Mesozoic time. *Geological Society of American Bulletin* 94: 941–966.
- Aramayo, S. 1981. Hallazgo de *Lepidotes maximus* Wagner (Pisces) en el Titoniano de la Provincia de Neuquén, Argentina. *Congreso Latinoamericano de Paleontología*, No.2, *Anales*, 1: 321-330. Porto Alegre, Brazil.
- Arambourg, C. 1935. Contribution à l'étude des poissons du Lias Supérieur. *Ann. Paleont.* 2: 1-32.
- \_\_\_\_\_ y Bertin, L. 1958. Super-Ordre des Holostéens et des Halecostomi (Holostei et Halecostomi)- En: Grassé P. P. *Traité de Zoologie*. Tomo XIII. Mason y Cie, Paris.
- Areces-Mallea, A. 1990. *Piazaopteris branneri* (White) Lorch, helecho del Jurásico Inferior-Medio de Cuba. *Revista de la Sociedad Mexicana, Paleontología* 3(1): 25-40.
- Armella, C., Cabaleri, N. y Leanza, H.A. 1999. Paleoambientes de la Formación Picún Leufú (límite Jurásico-Cretácico) en su localidad tipo, Cuenca Neuquina, Argentina. 5th Simposio sobre o Cretáceo do Brasil. 1st Simposio sobre el Cretácico de América del Sur, Serra Negra, Brasil, pp. 357- 358.
- \_\_\_\_\_ 2007. Tidally dominated, rimmed-shelf facies of the Picún Leufú Formation (Jurassic/Cretaceous boundary) in southwest Gondwana, Neuquén Basin, Argentina. *Cretaceous Research* 28 (6): 961-979.

- \_\_\_\_\_. 2008. Facies de *patch reefs* en la Formación Picún Leufú (límite Jurásico/Cretácico) de la región de Zapala, Cuenca Neuquina. *Revista del Museo de Ciencias Naturales* (nueva serie) 10: 63-70.
- Arratia, G. 1981. *Varasichthys ariasi* n. gen. et sp. from the Upper Jurassic of Chile (Pisces, Teleostei, Varasichthyidae n. fam.). *Palaeontographica A* 175: 107-139.
- \_\_\_\_\_. 1982. *Chongichthys dentatus*, new genus and species from the Late Jurassic of Chile (Pisces: Teleostei: Chongichthyidae, new family). *Journal of Vertebrate Paleontology* 2(2): 133-149.
- \_\_\_\_\_. 1984. Some osteological features of *Varasichthys ariasi* Arratia (Pisces, Teleostei) from the Late Jurassic of Chile. *Palaontologische Zeitschrift* 58(1-2): 145-159.
- \_\_\_\_\_. 1986a. New Jurassic fishes of Cordillera de Domeyko, northern Chile. *Palaeontographica A* 192: 75-91.
- \_\_\_\_\_. 1986b. Peces del Jurásico de Chile y Argentina. *Ameghiniana* (1985), 21 (2-4): 205-210.
- \_\_\_\_\_. 1987a: Jurassic fishes from Chile and critical comments. *En: Bioestratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico en América del Sur. Vol. 1: Jurásico anterior a los Movimientos Intermalmicos* (Volkheimer, W. y Musacchio, E. A (eds.). *Comite Sudamericano del Jurásico y Cretácico*, p. 257-286. Mendoza, Argentina.
- \_\_\_\_\_. 1987b. *Anaethalion* and similar teleosts (Actinopterygii, Pisces) from the Late Jurassic (Tithonian) of Southern Germany and their relationships. *Palaeontographica* 200: 1-44.
- \_\_\_\_\_. 1991. The caudal skeleton of Jurassic teleosts; a phylogenetic analysis. *En: Chang, M. M, Liu, Y. M. y Zhang, G. R. (eds.): Early vertebrates and related problems in evolutionary biology*, Science Press, Beijing. 249-340.
- \_\_\_\_\_. 1994. Phylogenetic and paleogeographic relationships of the varasichthyid group (Teleostei) from the Late Jurassic of Central and South America. *Revista Geológica de Chile*, 21 (1): 119-165.
- \_\_\_\_\_. 1996. Reassessment of the phylogenetic relationships of certain Jurassic teleosts and their implications on teleostean phylogeny. *En: Arratia, G. y Viohl, G. (eds.): Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology*, 218-241. Verlag Dr. Pfeil, München.
- \_\_\_\_\_. 1997. Basal teleosts and teleostean phylogeny. *Palaeoichthyologica* 7: 5-168.
- \_\_\_\_\_. 1999. The monophyly of Teleostei and stem-group teleosts. Consensus and disagreements; 265-334 *En: G. Arratia y H.-P. Schultze (eds.), Mesozoic Fishes 2—Systematics and Fossil Record*. Verlag Dr. F. Pfeil, München.
- \_\_\_\_\_. 2000a. Phylogenetic relationships of Teleostei. Past and Present. *Estudios Oceanográficos* 19: 19-51.
- \_\_\_\_\_. 2000b. New teleostean fishes from the Jurassic of southern Germany and the systematic problems concerning the "pholidophoriformes". *Palaeontologische Zeitschrift* 74 (1/2):



113-143.

- \_\_\_\_\_. 2001. The sister-group of Teleostei: consensus and disagreements. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21 (4): 767-773.
- \_\_\_\_\_. 2004. Mesozoic halecostomes and early radiation of teleosts. En: Arratia, G. y Tintori A. (eds.) *Mesozoic Fishes 3: Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, 279-315. Verlag Dr. Pfeil, München.
- \_\_\_\_\_. 2008a. Actinopterygian postcranial skeleton with special reference to the diversity of fin ray elements, and the problem of identifying homologies. *Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny*, G. Arratia, H.-P. Schultze y M. V. H. Wilson (eds.): 49-101, 31.
- \_\_\_\_\_. 2008b. The varasichthyid and other crossognathiform fishes, and the Break-up of Pangaea. En: Cavin L., Longbottom A. y Richter M. (eds.): *Fishes and the Break-up of Pangea*. Geological Society, London, Special Publications 295: 71-92.
- \_\_\_\_\_. 2009. Identifying patterns of diversity of the actinopterygian fulcra. *Acta Zoologica*, 90: 220-235.
- \_\_\_\_\_. 2010. The Clupeocephalan re-visited: Analysis of characters and homologies. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 45 (51): 635-657.
- \_\_\_\_\_, Chang, A. y Chong, G. 1975. Sobre un pez fósil del Jurásico de Chile y sus probables relaciones con clupeidos sudamericanos vivientes. *Revista geológica de Chile* 2: 10-21.
- \_\_\_\_\_. y Cione, A.L. 1996. The Record of Fossil fishes of Southern South America. *Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen. Reihe A, Geologie und Paläontologie* 30. pp. 9-72.
- \_\_\_\_\_. y Hikuroa, D.C. 2010. Jurassic fishes from the Latady Group, Antarctic Peninsula, and the oldest teleost from Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1331-1342.
- \_\_\_\_\_. y Lambers, P. 1996. The caudal skeleton of pachycormiforms: Parallel evolution? En: Arratia, G. y Viohl, G. (eds.) *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 191-218, München.
- \_\_\_\_\_. y Schultze, H.P. 1985. Late Jurassic teleosts (Actinopterygii, Pisces) from northern Chile and Cuba. *Palaeontographica A*, 189 (1-3): 29-61.
- \_\_\_\_\_. A new halecostome fish (Actinopterygii, Osteichthyes) from the Late Jurassic of Chile and its relationships. *Dakoterra*, 3: 1-13.
- \_\_\_\_\_. 1990. The urohyal: Development and homology within osteichthyans. *Journal of Morphology* 203: 247-282.
- \_\_\_\_\_. 1991. Palatoquadrate and its ossifications: development and homology within osteichthyans. *Journal of Morphology* 208: 1-81.
- \_\_\_\_\_. 1992. Reevaluation of the caudal skeleton of certain actinopterygian fishes: III. Salmonidae. Homologization of caudal skeletal structures. *Journal of Morphology* 214: 187-249.

- \_\_\_\_\_. 1999. Mesozoic fishes from Chile. En: Arratia, G. y Schultze, H.-P. (eds.) Mesozoic Fishes 2 - Systematics and Fossil Record, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 565-593, München.
- \_\_\_\_\_. 2007. *Eurycormus-Eurypoma*, two Jurassic actinopterygian genera with mixed identity. Fossil Record 10 (1): 17-37.
- \_\_\_\_\_. (en prensa). Outstanding features of a new Late Jurassic pachycormiform fish from the Kimmeridgian of Brunn, Germany and comments on current understanding of pachycormiforms. En: Arratia, G., Schultze, H.-P. y Wilson, W.H.E (eds.) Mesozoic Fishes 5- Global Diversity and Evolution. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Arratia, G., Schultze, H.-P. y Casciotta, J.R. 2001. Vertebral column and associated elements in dipnoans and comparison with other fishes: Development and homology. Journal of Morphology 250 (2): 101-172.
- Arratia, G., Kriwet, J. y Heinrich, W.D. 2002. Selachians and actinopterygians from the Upper Jurassic of Tendaguru, Tanzania. Mitteilungen des Museums für Naturkunde Berlin, Geowissenschaftliche Reihe 5: 207-230.
- Arratia, G., Scasso, R. y Kiessling W. 2004. Late Jurassic fishes from Longing Gap, Antarctic Peninsula. Journal of Vertebrate Paleontology 24(1): 41-55.
- Assmann, P. 1906. Über *Aspidorhynchus*, Arch. Biont. 49-79.
- Báez, A.M., Marsicano, C.A. y Cione, A. 1993. Vertebrados mesozoicos. En: V.A. Ramos (ed.), Geología y Recursos Naturales de Mendoza. 12º Congreso Geológico Argentino y 2º Congreso de Exploración de Hidrocarburos (Mendoza), Relatorio 2: 341-348.
- Baldwyn, H.L. 1942. Nuevas observaciones sobre discordancias en Neuquén. Boletín de Informaciones Petroleras 19(214): 37-50.
- Bardack, D. 1968. *Belonostomus* sp. the first Holostean of the Austin Chalk (Cretaceous) of Texas. Journal of Paleontology 42: 1307-1309.
- \_\_\_\_\_. y Sprinkle, G. 1969. Morphology and relationships of saurocephalid fishes. Fieldiana Geology, 16: 297-340.
- Barrio, C.A. 1990. Late Cretaceous-Early Tertiary sedimentation in a semiarid foreland basin (Neuquén Basin, western Argentina). Sedimentary Geology 66: 255-275.
- Barthel, K. W., Swinburne, N. H. M. y Conway Morris, S. 1994. Solnhofen. A study in Mesozoic palaeontology. Cambridge University Press, 236 p., Cambridge.
- Bartholomai, A. 2004. The large aspidorhynchid fish, *Richmondichthys sweeti* (Etheridge Jnr and Smith Woodward, 1891) from Albian marine deposits of Queensland, Australia. Memoirs of the Queensland Museum 49(2): 521-536.
- Bartok, P.E., Renz, O. y Westermann, G.E.G. 1985. The Siquisique ophiolites, northern Lara State, Venezuela: a discussion of their Middle Jurassic ammonites and tectonic implications. Geological Society of American Bulletin 96: 1050-1055.



- Bartram, A.W.H. 1977. The Macrosemiidae, a Mesozoic family of holostean fishes. Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology series 29(2): 137-234.
- Bartsh, P. 1988. Funktionelle Morphologie und Evolution des Axialskelettes und der Caudalis urspünlicher Knochenfishe. Palaeontographica 204A: 117-226.
- Behrensmeyer, A.K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. Paleobiology 4: 150-162.
- \_\_\_\_\_. 1986. Tramping as a cause of bone surface damage and pseudo-cutmarks. Nature 319: 768-771.
- \_\_\_\_\_. y S.M. Kidwell. 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. Paleobiology 11: 105-119.
- \_\_\_\_\_, Kidwell, S.M. y Gastaldo, R.A. 2000. "Taphonomy and Paleobiology." Paleobiology 26(4): Supplement: 103-144.
- Benedetto, J.L. 2010. El continente de Gondwana a través del tiempo. Una introducción a la Geología Histórica. Academia Nacional de Ciencias de Córdoba. 384 pp.
- Berg, L.S. 1940. Classification of fishes both recent and fossils. Trudy zoologicheskogo Instituta Leningrad 5: 87- 517.
- Bieñkowska, M. 2004. Taphonomy of ichthyofauna from an Oligocene sequence (Tylawa Limestones horizon) of the Outer Carpathians, Geological Quarterly 48 (2): 181-192.
- Biese, W. 1961. El Jurásico de Cerritos Bayos. Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Instituto de Geología, Universidad de Chile 19: 1-61.
- Blainville, H.D. de. 1818. Poissons fossiles In: Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle 27: 586. Paris: Delerville.
- Blakey, R. 2009. Global Paleogeography. <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/globaltext2.html>
- Bleeker, P. 1859. Enumeratio specierum piscium hucusque in Archipelago indico observatarum, adjectis habitationibus citationibusque, ubi descriptiones earum recentiores reperiuntur, nec non speciebus Musei Bleekeriani Bengalensibus, Japonicis, Capensibus Tasmanicisque. Acta Societatis Regiae Scientiarum Indo-Neêrlandicae v. 6: i-xxxvi + 1-276.
- Bodenbender, G. 1892. Sobre el terreno Jurásico y Cretácico de los Andes Argentinos, entre el Río Diamante y el Río Limay. Academia Nacional de Ciencias 13: 5-44.
- Bogan, S., Taverne, L. y Agnolin, F. 2011. Description of a new aspidorhynchid fish, *Belonostomus lamarquensis* sp. nov. (Halecostomi, Aspidorhynchiiformes), from the continental Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre 81: 235-245
- Bremer, K. 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. Evolution 42: 795-803.

- Bremer, B., Jansen, R.J., Oxelman, B., Backlund, M., Lantz, H. y Kim, K.-J., 1999. More characters or more taxa for a robust phylogeny- case study from coffee family (Rubiaceae). *Systematics Biology* 48: 413-435.
- Brett, C. E. 1998. Sequence stratigraphy, paleoecology, and evolution: Biotic clues and responses to sea-level fluctuations. *Palaios* 13: 241-262.
- Brito, P. M. 1988. Mésozoïque: remarques sur les implications phylogénétiques, *Geobios* 21: 819-823.
- \_\_\_\_\_. 1992. L'endocrâne et le moulage endocrânien de *Vinctifer comptoni* (Actinopterygii, Aspidorhynchiformes) de Crétacé inférieur du Brésil. *Annales de Paléontologie (Vertébrés-Invertébrés)* 78: 129-157.
- \_\_\_\_\_. 1995. Révision des Aspidorhynchidae (Pisces: Actinopterygii) du Mésozoïque: osteologie et relations phylogénétiques. Tesis doctoral. Museo de Historia Natural, Paris 188pp.
- \_\_\_\_\_. 1997. Révision des Aspidorhynchidae (Pisces-Actinopterygii) du Mésozoïque: ostéologie et relations phylogénétiques. *Geodiversitas*, Vol. 19, No. 4: p. 681- 772
- \_\_\_\_\_. 1999. The caudal skeleton complex of aspidorhynchids (Actinopterygii, Halecostomi): phylogenetic implications. En: Arratia, G.; Schultze, H.P. (eds): *Mesozoic Fishes 2: Systematics and Fossil Record* Verlag Dr. F. Pfeil, p. 249- 264. München.
- \_\_\_\_\_. y Meunier, F.J. 2000. The morphology and histology of the scales of Aspidorhynchidae (Actinopterygii, Halecostomi). [La morphologie et l'histologie des écailles d'Aspidorhynchidae (Actinopterygii, Halecostomi)]. *Geobios*: 33 (1): 105-111.
- \_\_\_\_\_. y Suarez, M.E. 2003. Late Cretaceous *Belonostomus* (Pisces, Actinopterygii, Aspidorhynchidae) from Algarrobo, Chile, with comments on aspidorhynchid paleodistribution in South America. *Revista geológica de Chile* 30 (1): 117-127.
- \_\_\_\_\_. y Ebert, M. 2009. A new aspidorhynchid fish (Teleostei: Aspidorhynchiformes) from the Upper Jurassic of Ettling, Solnhofen, Bavaria, Germany. *Comptes Rendus Palevol* 8: 395-402.
- Brown, J.H., Lomolino, M.V. 1998. *Biogeography*, 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Bryant, L.J. 1987. *Belonostomus* (Teleostei: Aspidorhynchidae) from the Late Paleocene of North Dakota. *Paleobios* 43: 1-3.
- Casamiquela, R M. 1984. Los vertebrados mesozoicos. In *Congreso Geológico Argentino*, No.9, Relatorio: 527-533. Bariloche, Argentina.
- \_\_\_\_\_. 1992. Notas sobre vertebrados de la frontera Cretácica-Terciaria II. La presencia del Aspidorhynchid 'Belonostomus' (Osteichthys, Aspidorhynchiformes) en la Formation Coli Toro (Maastrichtense), Ingeniero Jacobacci, Río Negro. *Mundo Ameghiniano*, Vol. 11: p. 9- 18.

- Castro-Leal, E. y Brito P. M. 2004. The ichthyodectiform *Cladocycclus gardneri* (Actinopterygii: Teleostei) from the Crato and Santana Formations, Lower Cretaceous of Araripe Basin, North-Eastern Brazil. *Annales de Paleontologie* 103-113.
- Cavin, L. 2010. The Late Jurassic ray-finned fish peak of diversity: biological radiation or preservational bias? En Nelson, J.S., Schultze, H-P y Wilson, M. V. H. (eds.): *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts*, 111-121.
- \_\_\_\_ y Suteethorn, V. 2006. A new semionotiform (Actinopterygii, Neopterygii) from Upper Jurassic-Lower Cretaceous deposits of North-East Thailand, with comment son the relationships of Semionotiforms. *Palaeontology* 49 (2): 339-353.
- \_\_\_\_, Longbottom, A. y Richter, M. 2008. Fishes and the Break-up of Pangea: an introduction. En: Cavin L., Longbottom A. y Richter M. (eds.): *Fishes and the Break-up of Pangea*. Geological Society, London, Special Publications 295: 7-8.
- Chang, K.H. 1975. Unconformity-bounded stratigraphic units. *Geological Society of America* 86: 1544- 1552.
- Cione, A. 1999. First report of Jurassic ray outside of Europe. En: *Mesozoic Fishes 2: Systematics and Fossil Record* Verlag Dr. F. Pfiel: p. 21- 28. München.
- \_\_\_\_ y Pereira S. M. 1990. Los peces del Jurasico posterior a los movimientos intermálmicos y del Cretacico inferior de Argentina. En: *Bioestratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico en America del Sur*. Vol. 1: *Jurásico anterior a los movimientos intermálmicos* (Volkheimer, W. y Musacchio, E.A.; eds.). Comite Sudamericano del Jurásico y Cretácico: p. 385-395. Mendoza, Argentina, 1986.
- \_\_\_\_, Gasparini, Z., Leanza, H., Zeiss, A. 1987. Marine oberjurassische Plattenkalke in Argentinien (Ein erster Forschungsbericht). *Archaeopteryx*: 13-22.
- \_\_\_\_, Acosta Hospitaleche, C., Mennucci, J. y Cocca, S. 2002. The first shark from the Triassic-Jurassic of South America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*: 19-18.
- Coates , M. I. 1999. Endocranial Preservation of a Carboniferous Actinopterygian from Lancashire, UK, and the Interrelationships of Primitive Actinopterygians. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 354: 435-462.
- Cobbett, A., Wilkinson, M., Wills, M., 2007. Fossils impact as hard as living taxa in parsimony analyses of morphology. *Systics Biology* 56: 753-766.
- Coddington, J.A. y Scharff, N. 1994. Problems with zero-length branches. *Cladistics* 10:415- 423.
- Colin, J.-P. 1994. Mesozoic-Cenozoic lacustrine sediments in Zaire interior Basin. En: Gierlowski-Kordeschand, E. y Keltz, K. (eds.) *Global geological record of lake basins*, I.G.C.P. Project 324, Cambridge University Press: 31-36, Cambridge.
- Cope, E. D. 1873. On two new species of Saurodontidae. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 25: 337-339.

- \_\_\_\_\_. 1887. Geology and Palaeontology. Zittel's manual on Palaeontology. American Naturalist 22(11): 1014-1019.
- \_\_\_\_\_. 1894. New and little known Paleozoic and Mesozoic fishes. Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, ser. 2, 9: 427 - 448.
- Craw, R.C., Grehan, J. R. y Heads, M. J. 1999. Panbiogeography: Tracking the history of life. New York y Oxford, Oxford Biogeography series 11.
- Costa O. G. 1856. Paleontologia del Regno di Napoli. Atti della Accademia Pontaniana, Vol. II.
- Cressey, R. y Patterson, C. 1973. Fossil parasitic copepods from a Lower Cretaceous fish. Science 180: 1283-1285.
- Croizat, L. 1958. Panbiogeography. Vols. 1 y 2. Caracas, Publicado por el autor.
- \_\_\_\_\_. 1964. Space, time, form: The biological synthesis. Caracas, Publicado por el autor.
- Damborenea, S. 2000. Hispanic Corridor its evolution and biogeography of Bivalve molluscs. GeoResearch Forum 6: 369-380.
- \_\_\_\_\_. 2002. Jurassic evolution of Southern Hemisphere marine palaeobiogeographic units based on benthonic bivalves. Geobios 35: 51-71.
- Danil'chenko, P. H. 1964. Superorder Holostei. En: D. V. Obruchev (ed.), Osnovy Paleontologii 11:378-395.
- Darwin, C. R. 1859. The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. London, John Murray.
- Davidson, J. 1971. Contribución al estudio geológico de los Andes Meridionales Centrales: Geología del área de las Nacientes del Teno, Provincia de Curicó. Memoria de Título (Inédito), Departamento de Geología, Universidad de Chile: 145 p.
- D'Elia, L.; Muravchik, M.; Franzese J. y López L. 2012 Tectonostratigraphic analysis of the Late Triassic-Early Jurassic syn-rift sequence of the Neuquén Basin in the Sañicó depocentre, Neuquén Province, Argentina. Andean Geology 39 (1): 133-157.
- De la Fuente, M.S., Iturralde-Vinent, M., 2001. A new pleurodiran turtle from the Jagua Formation (Oxfordian) of western Cuba. Journal of Paleontology 75 (4): 860-869.
- de Pinna, M. 1991 Concepts and tests of homology in the cladistics paradigm. Cladistics 7: 367-394.
- \_\_\_\_\_. 1996. Teleostean monophyly. En: Stiassny, M.J., Parenti, R. y Johnson, G. D. (eds.): Interrelationships of Fishes: 147-162; San Diego (Academic Press).
- Dezallier d'Argenville, A.J. 1755. Oryctologie 560pp. De Bure l'Ainé, Paris.
- Dickins, J.M., 1993. Climate of the Late Devonian to Triassic. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 100: 89-94.
- Digregorio, J.H. 1972. Neuquén. En: A.F. Leanza (ed.), Geología Regional Argentina. Centenario de la Academia Nacional de Ciencias 439-506.



- \_\_\_\_\_ y Uliana, M.A. 1980. Cuenca Neuquina. En: J.C.M. Turner (ed.), Geología Regional Argentina. Academia Nacional de Ciencias, 2: 985-1032.
- \_\_\_\_\_, Gulisano, C. A., Gutierrez Pleimling, A. R. y Minniti, S.A. 1984. Esquema de evolución geodinámica de la Cuenca Neuquina y sus implicancias paleogeográficas. IX Congreso Geológico Argentino. Actas II: 147-162.
- Dolgopol de Saez, M. 1939. Noticias sobre peces fósiles argentinos. Sobre los peces titónicos de Plaza Huincul. Notas del Museo de La Plata 19: 425-432.
- \_\_\_\_\_ 1940a. Noticias sobre los peces fósiles argentinos. Leptolepididos del Titoniense de Plaza Huincul. Notas del Museo de La Plata, 5 (26): 299-305.
- \_\_\_\_\_ 1940b Noticias sobre peces fósiles argentinos. Celacantidos titonienses de Plaza Huincul. Notas del Museo de La Plata, 5(25): 295-298.
- \_\_\_\_\_ 1949. Noticias sobre peces fósiles argentinos. I. Peces cretácicos de Mendoza y Chubut. Notas Museo de La Plata, Paleontologia, 14(96): 443-453.
- Donnadieu, Y., G. Dromart, Y. Goddérís, E. Pucéat, B. Brigaud, G. Dera, C. Dumas, Olivier N. 2011. A mechanism for brief glacial episodes in the Mesozoic greenhouse. *Paleoceanography* 26 PA3212.
- Dubiel, R.F., Parrish, J.T., Parrish, J.M., y Good, S.C. 1991. The Pangaeian megamonsoon—Evidence from the Upper Triassic Chinle Formation, Colorado Plateau. *Palaios* 6: 347–370.
- Dunhan, R.J. 1962. "Classification of Carbonate rocks according to depositional texture". (In Ham, W.E. 108–121).
- Eastman, C.R. 1914. Catalog of the fossil fishes in the Carnegie Museum, Part 4, Descriptive Catalog of the fossil fishes from the lithographic stone of Solnhofen, Bavaria. *Memoirs of the Carnegie Museum* 6: 389-423.
- Ebert, M. y Kölbl-Ebert, M. 2010. Morphology of the leading edges of the caudal and other unpaired fins in the Late Jurassic *Aspidorhynchidae* and some other actinopterygian fish in light of their function. *Archeopteryx* 28: 1-22.
- Efremov, E.A. 1940. Taphonomy: A new branch of paleontology. *Pan-American Geologist*, 74: 81–93.
- Etheridge, R.J. y Woodward, S.A. 1891. On the occurrence of the genus *Belonostomus* in the Rolling Downs Formation (Cretaceous) of Central Queensland. *Transactions of the Royal Society of Victoria* 2(2): 1-7.
- Farris, J.S. 1982. Outgroups and parsimony. *Systematics Zoology*, 31:328-334.
- \_\_\_\_\_ 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. En: N. L. Platnick y V. A. Funk (eds.). *Advances in cladistics*. Columbia University Press pp 7-36, New York.
- \_\_\_\_\_ 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5:417–419.
- \_\_\_\_\_ 2008. Parsimony and explanatory power. *Cladistics* 24: 1-23.

- \_\_\_\_\_, Albert, V., Källersjö, M., Lipscomb, D. y Kluge, A. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics* 12:99-124.
- Feehan, J.G. 1984. Structural style of the central Neuquén basin, Argentina. MSc Thesis, University of South Carolina, Department of Geological Sciences.
- Felix, J. 1890. Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Protosphyraena* Leidy. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 42: 278-303.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Fernández-López, S.R. 2000. Temas de Tafonomía. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid. Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Madrid, España.
- Fernández, M.S. y de la Fuente, M.S. 1988. Nueva tortuga (Cryptodira: Thalassemydidae) de la Formación Vaca Muerta (Jurásico, Tithoniano) de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 25: 129-138.
- \_\_\_\_ y de la Fuente, M.S. 1993. Las tortugas casiquelidias de las calizas litográficas titonianas del área de Los Catutos, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 30: 283-295.
- \_\_\_\_ y de la Fuente, M.S. 1994. Redescription and phylogenetic position of *Notoemys*: The oldest Gondwanian pleurodiran turtle. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, Stuttgart, 193: 81-105.
- \_\_\_\_, Iturralde-Vinent, M., 2000. An Oxfordian Ichthyosauria (Reptilia) from Viñales, Western Cuba: Paleobiogeographic Significance. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (1): 191-193.
- Firestone, H.L. y Appelgate, S.P. 1968. Billfish remains from southern California with remarks on the importance of the prementary bone. *Bulletin of the California Academy of Sciences* 67: 29-39.
- Folk, R.L. 1965, *Petrology of Sedimentary Rocks*, Hemphill, 308pp.
- \_\_\_\_ 1959. Practical petrographic classification of limestones. *American Association of Petroleum Geologists, Bulletin* 43, 1- 38.
- Forey, P.L. 1973. A revision of the elopiform fishes, fossil and Recent. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology Supplement* 10: 1-222.
- \_\_\_\_ y Cavin L. 2007. A new species of *Cladocyclus* (Teleostei: Ichthyodectiformes) from the Cenomanian of Morocco. *Paleontología electrónica* 10.3 12A.
- Forey, P.L, Yi, L. Patterson, C. y Davies, C. E. 2003 Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon, *Journal of Systematic Palaeontology*, 1:4: 227-330.
- Flynn, J.J., Finarelli, J.A., Zehr, S., Hsu, J. y Nedbal, M.A., 2005. Molecular phylogeny of the Carnivora (Mammalia): assessing the impact of increased sampling on resolving

enigmatic relationships. *Systematics Biology* 54: 317–337.

Franzese, J.R. 1995. El Complejo Piedra Santa (Neuquén, Argentina): Parte de un cinturón metamórfico de edad neopaleozoica del Gondwana suroccidental. *Revista Geológica de Chile* 22: 193-202.

\_\_\_\_ y Spalletti, L.A. 2001. Late Triassic-early Jurassic continental extension in southwestern Gondwana: tectonic segmentation and pre-break-up rifting. *Journal of South American Earth Sciences* 14: 257-270.

\_\_\_\_, Spalletti, L.A., Gómez Pérez, I. y Macdonald, D. 2003. Tectonic and paleoenvironmental evolution of Mesozoic sedimentary basins along the Andes foothills of Argentina (328–548S). *Journal of South American Earth Sciences*, 16: 81–90.

Friedman M. 2012a. Parallel evolutionary trajectories underlie the origin of giant suspension-feeding whales and bony fishes. *Proceedings of the Royal Society B*, 279: 944-951.

\_\_\_\_ 2012b. Ray-finned fishes (Osteichthyes, Actinopterygii) from the type Maastrichtian, the Netherlands and Belgium. In Donovan SK, Jagt, JWM, Jagt-Yazykova, EA (eds), *Fossils of the type Maastrichtian*. *Scripta Geologica Special Issue* 8: 113-142.

\_\_\_\_, Shimada K, Martin LD, Everhart MJ, Liston J, Maltese A, Triebold M. 2010. 100-million-year dynasty of giant planktivorous bony fishes in the Mesozoic seas. *Science* 327: 990-993.

\_\_\_\_, Shimada, K., Everhart, M.J., Irwin, K., Grandstaff, B.S. y Stewart, J.D. 2013. Geographic and Stratigraphic distribution of the Late Cretaceous suspension-feeding bony fish *Bonnerichthys gladius* (Teleostei, Pachycormiformes). *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 35-47.

Gardiner, B.G. 1960. A revision of certain actinopterygian and coelacanth fishes, chiefly from the Lower Lias. *Bulletin of the British Museum [Natural History] Geology series* 4: 239-384.

\_\_\_\_ 1967. Further notes on palaeoniscoid fishes with a classification of the Chondrostei. *Bulletin of the British Museum Natural History, Geology*, 8: 143–206.

\_\_\_\_ 1984. The relationships of the palaeoniscoid fishes, a review based on new specimens of *Mimia* and *Moythomasia* from the Upper Devonian of Western Australia. *Bulletin of the British Museum [Natural History] Geology series* 37(4): 173–428.

\_\_\_\_ y Schaeffer, B. 1989. Interrelationships of lower actinopterygian fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 97 (2): 135-187.

\_\_\_\_, Maissey, J.G. y Littlewood, T.J. 1996. Interrelationships of basal neopterygians. En: Stiassny, M.J., Parenti, R. & Johnson, G.D. (eds.): *Interrelationships of Fishes*: 117-146; San Diego (Academic Press).

Gauthier, J., Kluge, A. y Rowe, T., 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* 4: 105–209.

Gasparini, Z., 1978, Consideraciones sobre los Metrorhynchidae (Crocodylia, Mesosuchia): su

- origen, taxonomía y distribución geográfica, Obra del Centenario del Museo de La Plata, 5, Paleontología: p. 1-9, La Plata.
- \_\_\_\_ 1979. Comentarios críticos sobre los vertebrados mesozoicos de Chile. En: Congreso Geológico Chileno, No 2, Actas 3: H15-H32.
- \_\_\_\_ 1992. Marine reptiles of the circum Pacific region. En G.E.G. Westermann (Ed.), *The Jurassic of the Circum Pacific*, World and regional Geology 3: 361-364, Cambridge Univ. Press, London.
- \_\_\_\_ 1996. Biogeographic evolution of the South American crocodilians. En: G. Arratia (ed.) *Contributions of South America to Vertebrate paleontology. Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen. Reihe A, Geologie und Paläontologie* (30):159-184.
- \_\_\_\_ 1997. A new pliosaur from the Bajocian of the Neuquén Basin, Argentina. *Palaeontology* 40: 135-147.
- \_\_\_\_ 2007. Chapter 12. Plesiosauria. En: Z. Gasparini, L. Salgado y R. Coria (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press. Bloomington Indiana. pp. 292-313.
- \_\_\_\_ y Fernández, M. 1996. Biogeographic affinities of the Jurassic marine reptile fauna of South America, En: A.C. Riccardi (ed.), *Advances in Jurassic Research*, Transtec Publications, Switzerland, GeoResearch Forum, v. 1-2 p. 443-449.
- \_\_\_\_ 1997. Tithonian marine reptiles of the eastern Pacific. En: Callaway, J. y Nicholls, E. (eds) *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, New York: 435-440.
- \_\_\_\_ 2005. Jurassic marine reptiles of the Neuquén Basin: records, faunas and their palaeobiogeographic significance. *Geological Society of London Special Publications* 252: 279-294.
- Gasparini, Z. y Iturralde-Vinent, M. 2001. Metriorhynchid crocodiles (Crocodyliformes) from the Oxfordian of Western Cuba. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 9: 534-542.
- \_\_\_\_, Spalletti, L. y de La Fuente, M. 1997. Tithonian marine reptiles of the western Neuquén Basin, Argentina. *Facies and Palaeoenvironments. Geobios* 30 (5): 701-712.
- \_\_\_\_, Bardet, N. y Iturralde-Vinent, M. 2002. A new cryptoclidid Plesiosaur from the Oxfordian (Late Jurassic) of Cuba. *Geobios* 35 (2): 201-211.
- \_\_\_\_, Fernández, M. de la Fuente, M. y Salgado, L. 2007. Reptiles marinos jurásicos y cretácicos de la Patagonia argentina: su aporte al conocimiento de la herpetofauna mesozoica. *Ameghiniana* (volumen especial 50 aniversario): 125-136.
- Gatesy, J., O'Grady, P., Baker, R.H. 1999. Corroboration among data sets in simultaneous analysis: hidden support for phylogenetic relationships among higher level artiodactyl taxa. *Cladistics* 15:271-313.
- Gayet, M. y Meunier, F. 1986. Apport de l'étude de l'ornementation microscopique de la ganoïne



dans la determination de l'apparence générique et/ou spécifique des écailles isolées. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 307 (2): 205-210.

Giresse, P. 2005. Mesozoic-Cenozoic history of the Congo Basin. Journal of African Earth Sciences 43: 301-315.

Giribet, G. 2003. Stability in phylogenetic formulations and its relationship to nodal support. Systematic Biology 52:554-564.

Gouiric-Cavalli, S. y Cione, A.L. 2011a. The marine ichthyofauna from the Upper Jurassic (Tithonian) of Vaca Muerta Formation, Neuquen Basin, Argentina. A preliminary report. 22<sup>nd</sup> International Colloquium on Latin American Earth Sciences, Heidelberg, Alemania. Abst. 77.

Gouiric-Cavalli, S., Cabrera, A.D. y Cione, A.L. 2011b. Marine fishes from the El Ministerio Quarry, Los Catutos Member (Upper Jurassic, Vaca Muerta Formation), Neuquen Basin, Argentina. A preliminary Taphonomic Approach. Ameghiniana 48 (4): R234.

Gouiric-Cavalli, S. y Cione, A.L. 2011. "*Pholidophorus*" *argentinus* Dolgopol de Saez, 1939, an Aspidorhynchidae (Actinopterygii, Aspidorhynchiformes) from the Vaca Muerta Formation (Upper Jurassic) of Neuquen Province, Argentina. Ameghiniana 48 (4): R234.

Gouiric-Cavalli, S. y Cione A. (en prensa). "*Pholidophorus argentinus*" Dolgopol de Saez, 1939, from Upper Jurassic beds of the Neuquén Province of Argentina, is not a pholidophoriform but an aspidorhynchid (Actinopterygii, Aspidorhynchiformes). En: Arratia, G., Schultze, H.-P. y Wilson, W.H.E (eds.) Mesozoic Fishes 5- Global Diversity and Evolution. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

Gulisano, C.A. 1993. Precuyano. In Léxico Estratigráfico de la Argentina, Volumen IX, Jurásico: 334 (Riccardi, A.C.; Damborenea, S.E.; editors). Asociación Geológica Argentina. Serie 'B' (Didáctica y Complementaria) No. 21: 334-335. Buenos Aires.

\_\_\_\_\_, Gutiérrez Pleimling, A.R. 1994. The Jurassic of the Neuquén Basin, a) Neuquén Province. Asociación Geológica Argentina, Serie E2: 111 p. Buenos Aires.

\_\_\_\_\_, Gutiérrez Pleimling, A. y Digregorio, R.E. 1984. Análisis estratigráfico del intervalo Tithoniano - Valanginiano (Formaciones Vaca Muerta-Quintuco y Mulichinco) en el suroeste de la provincia del Neuquén. IX Congreso Geológico Argentino, Actas 1: 221-235. Buenos Aires

Goloboff, P.A., Farris, J.S. 2001. Methods for quick consensus estimation. Cladistics 17: s26-s34.

\_\_\_\_\_, Farris, J. S. y Nixon, K. 2003. Tree Analysis Using New Technology Version 1.0 A Available from the authors and from <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>.

\_\_\_\_\_, 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. Cladistics 24: 774-786.

Gradstein, F.; Ogg, J.; Schmitz, M. y Ogg, G. 2012. The geologic time scale. Elsevier ed. (Amsterdam, Holanda).

- Grande, L. 2010. An empirical synthetic pattern study of gars (Lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy: the resurrection of Holostei. *Copeia* (American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Lawrence, Kansas), Publicación especial 6: 1-871.
- \_\_\_\_\_ y Bemis, W.E. 1998. A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An empirical search for interconnected patterns of natural history. *Memoir Society of Vertebrate Paleontology* 4: 1-690.
- Grant, T. y Kluge, A.G. 2003. Data exploration in phylogenetic inference: scientific, heuristic, or neither. *Cladistics* 19: 379-418.
- \_\_\_\_\_ y Kluge, A.G. 2005. Stability, sensitivity, science and heurism. *Cladistics* 21: 597-604.
- Gregory, W.K. 1923. A Jurassic fish fauna from Western Cuba, with an arrangement of the families of Holostean Ganoid fishes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 48: 223-242.
- Grekoff, N. 1960. Ostracodes du Bassin du Congo II. Cretacé. *Ann. Musée Royal Congo Belga* 35: 1-70.
- Groeber, P. 1929. Líneas fundamentales de la geología del Neuquén, sur de Mendoza y regiones adyacentes. Dirección Nacional de Geología y Minería, Publicación 58, 110 pp., Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_ 1946. Observaciones geológicas a lo largo del meridiano 70°. 1. Hoja Chos Malal. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 1(3): 177-208. Buenos Aires.
- Gulisano, C.A. y Gutiérrez Pleimling, A.R. 1994. The Jurassic of the Neuquén Basin. Part (a) Neuquén Province. *Asociación Geológica Argentina, Serie D-2*: 1-111.
- Gulisano, C.A., Gutiérrez Pleimling, A.R. y Digregorio, R.E. 1984. Análisis estratigráfico del intervalo Tithoniano-Valanginiano (Formaciones Vaca Muerta, Quintuco y Mulichinco) en el suroeste de la provincia de Neuquén. In *Congreso Geológico Argentino*, No. 9, Actas, Vol. 1, p. 221-235.
- Haczewski, G., 1976. Sedimentological reconnaissance of the San Cayetano Formation. An accumulative continental margin in the Jurassic. *Acta Geologica Polonica* 26(2):331-353.
- Hallam, A. 1977. Patterns of evolution, as illustrated by the fossil record. *Developments in Paleontology and Stratigraphy*. 591 pp. Elsevier, Holanda.
- \_\_\_\_\_ 1983. Early and Mid-Jurassic molluscan biogeography and the establishment of the central Atlantic seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 43: 181-193.
- Hauff, B. jr. 1953. *Das Holzmadenbuch*. 54 pp. Hohenloh'schen Buchhandlung, Oehringen.
- Hay, W.W., de Conto, R. M., Wold, C. N., Wilson, K.M., Voigt, S. Wold, A. R., Dullo, W. C., Ronov, A. B., Balukhovskiy, A. N. y Söding, E. 1999. Alternative global Cretaceous paleogeography. *Geological Society of America Special paper* 332: 1-47.

- Herrera, Y. 2012. Análisis morfológico y paleobiológico de *Cricosaurus araucariensis* (Gasparini y Dellapé, 1976) (Crocodyliformes: Metrirhynchidae). Tesis Doctoral sin publicar 371 pág.
- Heineke, E. 1906. Die Ganoiden und Teleostier des lithographischen schiefers von Nusplingen. Geologischen Paläontologische Abhandlungen 8: 159-204.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic Systematics. Univ. Illinois Press, Urbana, IV + 263pp.
- Holmgren, N. & Stensio, E. A. 1936. Krania und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische. From Handbuch der vergleichenden Anatomie, von Bolk, L., Göppert, G., Kallius, E. und Lubosch, W., 4, pp. 207-500.
- Hooker, J. D. 1844-60. The botany of the Antarctic Voyage of H.M. Discovery ships Erebus and Terror in the years 1839- 1843. I. Flora Antarctica (1844-47). London.
- Howell, J.A.; Schwarz, E.; Spalletti, L.A. y Veiga, G.D. 2005. The Neuquén Basin: an overview. En: The Neuquén Basin, Argentina: A Case Study in Sequence Stratigraphy and Basin Dynamics (Veiga, G.D.; Spalletti, L.A.; Howell, J.A.; Schwarz, E.; (eds). Geological Society, London, Special Publications 252: 1-14.
- Hurley, I. A.; Lockridge Mueller, R.; Dunn, K.A.; Schmidt, E.J.; Friedman, M.; Ho, R.K.; Prince, V.E.; Yang, Z.; Thomas, M.G. y Coates, M.J. 2007. A new time-scale for ray-finned fish evolution. Proceedings of the Royal Society B, 274: 489-498.
- Huxley, T.H., 1880. On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata, and more particularly of the Mammalia. Proceedings of the Zoological Society, London 43: 649-662.
- \_\_\_\_\_, 1861. Preliminary essay upon the systematic arrangement of the fishes of the Devonian epoch. Memoires of the Geological Survey of the United Kingdom, Decade 10: 1-40.
- ICZN (International Comisión on Zoological Nomenclature) 1999. International Code of Zoological Nomenclature, 4th edition. The International Trust for Zoological Nomenclature, c/o The Natural History Museum, London, 306 p.
- Ifrim, Ch. 2006. The fossil *Lagerstätte* at Vallecillo, North-Eastern Mexico: pelagic *Plattenkalks* related to Cenomanian-Turonian Boundary anoxia. Unpublished Ph.D. Thesis, Universität Karlsruhe, Fak. f. Bauingenieur, Geo und Umweltwissenschaften.
- Iturralde-Vinent, M. A. 2003. A brief account of the evolution of the Caribbean seaway: Jurassic to Present. In: Prothero, D., L. Ivany y E. Nesbitt (Ed.). From Greenhouse to Icehouse: The Marine Eocene-Oligocene Transition. Chapter 22, p. 386-396. Colombus University Press, New York.
- \_\_\_\_ y Norell M. 1996. Synopsis of Late Jurassic marine reptiles from Cuba. American Museum Novitates 3164: 17 pp.
- \_\_\_\_ y McPhee R.D.E. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. Bulletin of the American Museum of Natural History 283: 1-95.

- Jessen, H.J. 1972. Schultergürtel und Pectoralflosse bei Actinopterygiern. *Fossil and Strata* 1: 1-101.
- Jordan, D.S. 1910. Description of a collection of fossil fishes from the bituminous shales at Riaco Doce, state of Alagoas, Brazil. *Annals of the Carnegie Museum* 7 (1): 23-34.
- \_\_\_\_\_. 1919. A new genera of fossil fishes from Brazil. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences* 71: 208-210.
- Kear, B. P. 2007. First Record of a pachycormid fish (Actinopterygii: Pachycormiformes) from the Lower Cretaceous of Australia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27 (4): 1033-1038.
- Kearney, M. y Clark, J.M. 2003. Problems due to missing data in phylogenetic analyses including fossils: a critical review. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23:263-274.
- Kidder, D.L. y Worsley, T.R. 2004. Causes and consequences of extreme Permo-Triassic warming to globally equable climate and relation to the Permo-Triassic extinction and recovery. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 203: 207-237.
- Keidel, J. 1917. Über des Patagonischen Taffelland des Patagonische gerölle und ihre ziehungen zu den geologischen erscheinungen in argentinische Andes gebiet und Littoral. *Zeitschrift der Deutsche Wissenschaft Verlag*, 3(5-6): 219-245. Stuttgart.
- \_\_\_\_\_. 1925. Sobre la estructura tectónica de las capas petrolíferas en el oriente del Territorio del Neuquén. Ministerio de Agricultura. Dirección General de Minería y Geología, Publicación 8: 5-67. Buenos Aires.
- Kiessling, W., 1996, Facies characterization of mid-Mesozoic deep water sediments by quantitative analysis of siliceous micro- faunás Facies, 35: 237-274.
- \_\_\_\_\_. 2010. The use of marine latitudinal biodiversity gradients to elucidate mesozoic paleoclimates. The geological Society of America Denver Annual Meeting October.
- Kitching, I. J., Forey, P.L. Humphries C. J. y Williams, D. L. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. 2° Edición, Systematics association publication. Oxford University press, N Y.
- Kluge, A.G. 1985. Ontogeny and phylogenetic systematics. *Cladistics* 1: 13-27.
- \_\_\_\_\_. y Farris, J.S. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology* 18:1-32.
- Kner, R. 1867. Neur Beitrag zur Kenntniss der fossilen Fische von Comen bei Görz. *Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien*. LVI: 171-200.
- Kriwet, J. 2000. Revision of *Mesturus cordillera* Martill *et al.*, 1998 (Actinopterygii, Pycnodontiformes) from the Oxfordian (Upper Jurassic) of northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 450-455.
- \_\_\_\_\_. 2001. Feeding mechanisms and ecology of pycnodont fishes (Neopterygii,



- †Pycnodontiformes). Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde zu Berlin, Geowissenschaftliche Reihe 4: 139–165.
- \_\_\_\_ y Schmitz, L. 2005. New insight into the distribution and palaeobiology of the pycnodont fish *Gyrodus*. *Acta paleontologica polonica* 50 (1): 49-56.
- \_\_\_\_ y Klung, S. 2008. Diversity and biogeography patterns of Late Jurassic neoselachians (Chondrichthyes: Elasmobranchii) En: Cavin L., Longbottom A. y Richter M. (eds.): *Fishes and the Break-up of Pangea*. Geological Society, London, Special Publications 295: 55-70.
- Lambe, L.M. 1902. New genera and species from the Belly River series (Mid-Cretaceous). En: Osborn, H.F. y Lambe, L.M., *Contributions to Canadian paleontology Vol III, parte II*. Geological Survey of Canada, Separate Report, 774: 25-81.
- Lambers, P. 1988. *Orthocormus teyleri* nov. sp. The first pachycormid (Pisces, Actinopterygii) from the Kimmeridgian lithographic limestones at Cerin (Ain), France with remarks on the genus *Orthocormus* Weitzel. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 91 (4): 369-391.
- \_\_\_\_ 1992. On the ichthyofauna of the Solnhofen Lithographic Limestone (Upper Jurassic, Germany). Tesis Doctoral. Rijksuniversiteit, Groningen.
- Lambert, L.R. 1956. Descripción geológica de la Hoja 35b Zapala, Territorio Nacional del Neuquén. Dirección Nacional de Geología y Minería, Boletín 83: 1-93. Buenos Aires.
- Lanyon, S.M. 1985. Detecting internal inconsistencies in distance data. *Systematics Zoology* 34: 397:403.
- Lauder, G.V. y Liem, K.F. 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 150: 95–197.
- Lawrence, D.R. 1968. Taphonomy and Information losses in fossil Communities. *Geological Society of America Bulletin*. 79: 1315-1330.
- Lawver, L.A. y Gahagan, L.M. 2003. Evolution of Cenozoic Seaways in the circum-Antarctic regions. *Paleogeography, Paleoclimatology and Palaeoecology* 198 (1-2): 11-37.
- Leanza, H.A. 1973. Estudio sobre los cambios faciales de los estratos limítrofes Jurásico - Cretácicos entre Loncopué y Picún Leufú, provincia del Neuquén, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 28 (2): 97- 132. Buenos Aires.
- \_\_\_\_ 1980. The Lower and Middle Tithonian ammonite fauna from Cerro Lotena, province of Neuquén. *Zitteliana* 5: 3-49.
- \_\_\_\_ 1990. Estratigrafía del Paleozoico y Mesozoico anterior a los movimientos intermálmicos en la Comarca del Cerro Chachil, Provincia del Neuquén. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 45 (3-4): 272-299.
- \_\_\_\_ 1993. Estratigrafía del Mesozoico posterior a los Movimientos Intermálmicos en la comarca del Cerro Chachil, Provincia de Neuquén. *Revista de la Asociación Geológica*

- Argentina 48 (1): 71-84.
- \_\_\_\_\_. 2009. Las principales discordancias del Mesozoico de la Cuenca Neuquina según observaciones de superficie. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales (nueva serie)* 11 (2): 145-184.
- \_\_\_\_\_. y Hugo, C.A. 1997. Hoja Geológica 3969-III - Picún Leufú, provincias del Neuquén y Río Negro. Instituto de Geología y Recursos Naturales. SEGEMAR, Boletín 218: 1-135. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_. 2001. Cretaceous red beds from southern Neuquén Basin (Argentina): age, distribution and stratigraphic discontinuities. VIIo International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 7: 111-122.
- \_\_\_\_\_. y Zeiss A. 1990. Upper Jurassic Lithographic limestones from Argentina (Neuquen Basin): Stratigraphy and Fossils. *Facies* 22: 169-186.
- \_\_\_\_\_. 1992. On the ammonite fauna of the Lithographic Limestones from the Zapala region (Neuquén province, Argentina), with the description of a new genus. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil 1*: 1841- 1850.
- \_\_\_\_\_. 1994. The Lithographic Limestones of Zapala (Central Argentina) and their ammonite fauna. *Geobios* 16: 245-250.
- \_\_\_\_\_. Marchese, H.G. y Riggi, J.C. 1978. Estratigrafía del Grupo Mendoza con especial referencia a la Formación Vaca Muerta entre los paralelos 35 y 40 l.s. Cuenca Neuquina-Mendocina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 32(3): 190-208.
- \_\_\_\_\_. Repol, D., Ecosteguy, L y Salvarredy Aranguren, M. 2003. Estratigrafía del Mesozoico en la comarca de Fortín 1o de Mayo, cuenca Neuquina sudoccidental, Argentina. *Servicio Geológico Minero Argentino, Serie Contribuciones Técnicas - Geología* 1: 1-21. Buenos Aires.
- Leeds, E.T. 1956. *The Leeds Collection of Fossil Reptiles*. Oxford, 104 pp.
- Legarreta, L. y Gulisano, C.A. 1989. Análisis estratigráfico secuencial de la cuenca Neuquina (Triásico superior - Terciario inferior). En: G.A. Chebli & L.A. Spalletti (eds.), *Cuencas Sedimentarias Argentinas* 221-243.
- \_\_\_\_\_. y Uliana, M.A. 1991. Jurassic - Cretaceous marine oscillations and geometry of back arc basin fill, Central Argentine Andes. In: Macdonald, D.I.M. (ed.) *Sedimentation, Tectonics and Eustasy Sea-level Changes at Active Margins*. International Association of Sedimentologists, Special Publications 12: 429-450.
- \_\_\_\_\_. y Uliana, M.A. 1996. The Jurassic succession in west-central Argentina: stratal pattern, sequences and paleogeographic evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 120: 303-330.

- \_\_\_\_\_ y Uliana, M.A. 1999. El Jurásico y Cretácico de la Cordillera Principal y la Cuenca Neuquina. 1. Facies Sedimentarias. En: Caminos, R. (ed.) Geología Argentina. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales, 29: 399 – 416.
- Legarreta, L., Gulisano, C.A. y Uliana, M.A. 1993. Las secuencias sedimentarias jurásico-cretácicas. En: Relatorio Geología y Recursos Minerales de Mendoza. XII Congreso Geológico Argentino y II Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Mendoza 1(9): 87–114.
- Lehman J.P. 1949. Etude d'un *Pachycormus* du Lias de Normandie. Kungl. Svenska Vetensk. Ak. Handl., serie 4 43pp.
- \_\_\_\_\_ 1952. Etude complémentaire des Poissons de l'Eotrias de Madagascar. K.V. Handl 2:6 201pp.
- \_\_\_\_\_ 1966. Actinopterygii. – En: Piveteau, J. (ed.): Traité de Paléontologie; IV (3); Actinoptérygiens, Dipneustes, Crossoptérygiens: 1–242; Paris (Masson).
- Leidy, J. 1857. Remarks on *Saurocephalus* and its allies. Transactions of the American Philosophical Society, 11: 91-95.
- Leinfelder, R.R. 1994. Distribution of Jurassic reef types: A mirror of structural and environmental changes during Breakup of Pangea. En Embry A.F., Beauchamp B. y Glass D.J. (eds) Pangea: Global environments and resources Memoir 17: 677-700.
- Lieberman, B.S. 2000. Paleobiogeography. Plenum/Kluwer Academic, New York.
- \_\_\_\_\_ 2003. Paleobiogeography: The relevance of fossils to Biogeography. Annual Review of Ecology and Systematics 34: 51-69.
- Lindkvist, M. 2012. A phylogenetic appraisal of *Pachycormus bollensis*: implications for Pachycormids evolution. Självständigt arbete 31: 1-42.
- Linnaeus, C. 1766. Systema Naturae. Editio Duodecima, Reformata. Impensis Direct Laurentii Salvii: Holmiae 1: 1-532.
- Liston, J.J. 2006. A fish fit for Ozymandias? : The ecology, growth and osteology of *Leedsichthys* (Pachycormidae, Actinopterygii). Tesis Doctoral no publicada. 464 pp.
- \_\_\_\_\_ 2008. A review of the characters of the edentulous pachycormiforms *Leedsichthys*, *Asthenocormus* and *Martillichthys* nov. gen. En: Arratia, G., Schultze, H-P y Wilson V.H. (eds.) Mesozoic Fishes 4: Homology and Phylogeny, Verlag Dr. Friedrich Pfeil: 181-198, München.
- \_\_\_\_\_ 2010. The occurrence of the Middle Jurassic pachycormid fish *Leedsichthys*. Oryctos 9: 1-36.
- \_\_\_\_\_ y Noé L.F. 2004. The tail of the Jurassic fish *Leedsichthys problematicus* (Osteichthyes: Actinopterygii) collected by Alfred Nicholson Leeds- an example of the importance of historical records in palaeontology. Archive of Natural History 31: 97-252.
- Llambías, E.J., Leanza, H.A. y Carbone, O. 2007. Evolución tectono-magmática durante el Pérmico

- al Jurásico temprano en la Cordillera del Viento (37°05'S-37°15'S): Nuevas evidencias geológicas y geoquímicas del inicio de la Cuenca Neuquina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 62 (2): 217-235.
- Loomis, F.B. 1900. Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid und Knochenfische aus der Kreide Formation von Kansas, USA. *Palaeontographica* 46: 213-284.
- López-Arbarelo, A. 2004. The record of Mesozoic fishes from Gondwana (excluding India and Madagascar). En: Arratia, G. and Tintori, A. (eds.) *Mesozoic Fishes 3 - Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil: 597-624, München.
- \_\_\_\_\_. 2012. Phylogenetic Interrelationships of Ginglymodian Fishes (Actinopterygii: Neopterygii). *PlosOne* 7 (7): e39370.
- \_\_\_\_\_, Rauhut, O.W. y Moser, K. 2008. Jurassic fishes from Gondwana. *Revista de la asociación geológica Argentina* 63 (4): 586-612.
- Lund, R. 2000. The new Actinopterygian order Guidaychthyiformes from the Lower Carboniferous of Montana (USA). *Geodiversitas* 22 (2): 171-206.
- Lyell, Ch. 1830-1833. *Principles of Geology*, being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by reference to causes now in operation. 3 vols. Murray, London, vol. 1 (1830) 511 p., vol. 2 (1832) 330 p., vol. 3 (1833) 109 p.
- Maddison, W.P., 1993. Missing data versus missing characters in phylogenetic analysis. *Systematics Biology* 42: 576-581.
- \_\_\_\_\_. y Maddison, D.R. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75 <http://mesquiteproject.org>.
- Mainwaring, A. J. 1978 Anatomical and systematic review of the Pachycormidae, a family of Mesozoic fossil fishes. Ph.D Thesis, University of London.
- Maisey, J. 1991. *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. - 459 pp.; Neptune City, NJ (T. F. A. Publications).
- \_\_\_\_\_. 1992. *Vinctifer* (Teleostei: Aspidorhynchidae) from Venezuela: biostratigraphic and biogeographic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12 suppl. Nro.: 41 A.
- \_\_\_\_\_. 1994. Predator-prey relationships and trophic level reconstruction in a fossil fish community. *Environmental Biology of Fishes* 40: 1-22.
- \_\_\_\_\_. 1996. *Discovering fossil fishes*. - 223 pp.; Nevramount Publishing Company, New York.
- \_\_\_\_\_. 2000. Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research* 21: 281-314.
- Marsicano, C., Gallego, O. y Arcucci, A., 2001. Faunas del Triásico: relaciones, patrones de distribución y sucesión temporal. En: A.E. Artabe; E.M. Morel & A.B. Zamuner (eds.) *El Sistema Triásico en la Argentina*, Fundación Museo de La Plata Francisco Pascasio Moreno p. 131-141.



- Martill, D.M. 1988. *Leedsichthys problematicus* a giant filter-feeding teleost from the Jurassic of England and France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 11: 670-680.
- \_\_\_\_\_. 1991. Fish. En: Martill, D.M. y Hudson, J.D. (eds.) *Fossils of the Oxford Clay*: 197-225. Paleontological Association, Londres.
- \_\_\_\_\_, Frey E., Caceras R. P., y Diaz G. C., 1999. The giant pachycormid *Leedsichthys* (Actinopterygii) in the southern hemisphere: further evidence for a Jurassic Atlanto-Pacific marine faunal province. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1999: 243-256.
- Meunier, F.J. y Brito, P.M. 2004. Paleohistology of basal teleostean scales. *Cybio* 28: 225-235.
- Mitchell, A., Mitter, C. y Regier, J.C., 2000. More taxa or more characters revisited: combining data from nuclear protein-encoding genes for phylogenetic analyses of Noctuoidea (Insecta: Lepidoptera). *Systematics Biology* 49: 202-224.
- Mitchum, R.M. y Uliana, M.A. 1985. Seismic stratigraphy of carbonate depositional sequences, Upper Jurassic – Lower Cretaceous, Neuquén Basin, Argentina. En: Bero, B.R. y Woolverton, D.G. (eds.) *Seismic Stratigraphy: An Integrated Approach to Hydrocarbon Exploration*. AAPG Memoirs 39: 255-274.
- \_\_\_\_\_, Vail, P.R. y Thompson, S. 1977. Seismic Stratigraphy and global changes of sea level. Part. 2. The depositional sequence as a basic unit for stratigraphic analysis. *American Association of Petroleum Geologists, Memoir* 26: 53-62.
- Mones, A. 1989. Nomen dubium vs. Nomen vanum. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9 (2): 232-234.
- Moody, J.M. y Maisey, J. 1994. New Cretaceous Marine Vertebrate Assemblages from North-Western Venezuela and Their Significance. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14 (1): 1-8.
- Morrone, J.J. 2001. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions* 7: 297-300.
- \_\_\_\_\_. 2002. El espectro del dispersalismo: De los centros de origen a las áreas ancestrales. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 61(3-4): 1-14.
- \_\_\_\_\_. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología* 48 (2): 149-162.
- \_\_\_\_\_. 2009. *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. Columbia University Press, New York, 304 pp.
- \_\_\_\_\_, y J.V. Crisci. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 373-401.
- Murray, A.M. 2000. The Palaeozoic, Mesozoic and Early Cenozoic fishes of Africa. *Fish and*

Fisheries 1: 111-145.

Müller, J. 1844. Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden, und über das natürliche System der Fische. Berich Akademie des Wissenschaften Berlin: 416-422.

\_\_\_\_ 1845. Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden, und über das natürliche System der Fische. Physikalische Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften. 117-216. Una versión en ingles puede encontrarse en Scientific Memoires Vol IV parte XVI: 499-558.

Müller, A.H. 1951. Grundlagen der Biostratonomie. Deuysche Akademie der Wissenschaften zur Berlin 1950: 1-147.

\_\_\_\_ 1963. Lehrbuch der Paliozoologie. 1. Allgemeine Grundlagen. C. Die Fossilisationslehre. Fischer, Jena: 17-134.

\_\_\_\_ 1979. Fossilization (Taphonomy). En: Treatise on Invertebrate Paleontology, Part A, Introduction (Eds. R. A. Robinson y C. Teichert). Geological Society of America & University of Kansas Press, Boulder, Colorado: A2-A78.

Myers, A.A. y Giller 1988. Analytical Biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distribution. Chapman y Hall, Londres.

Near, T.J. y Miya, M. 2009. Ray-finned fishes (Actinopterygii) En: Hedges S. B. y Kumar S. (eds) The Timetree of Life: 328-331. Oxford University Press.

Nelson, G. y N.I. Platnick. 1981. Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance. Columbia Univ. Press, New York.

Newberry, J.S. 1888. Fossil fishes and fossil plants of the Triassic rocks of New Jersey and the Connecticut Valley. United States Geological Survey, Monograph 14: 1-152.

Nicholson, H.A. y Lydekker, R. 1889. A manual of Palaeontology, segunda edición. W. Blackwood y Sons, Edinburgo y Londres 1624 pp.

Nixon, K.C. y Davis, J.I., 1991. Polymorphic taxa, missing values and cladistic analysis. Cladistics 7: 233-241.

Novacek, M.J., 1992. Fossils, topologies, missing data, and the higher complete level phylogeny of eutherian mammals. Systematics Biology 41: 58- 73.

Nudds, J.R., Brito, P.M y Evans 2005. The original syntypes of *Vinctifer comptoni* and *Notelos brama* from the Santana Formation (Cretaceous) of Northeast Brazil. Journal of Vertebrate Paleontology 25: 716-719.

Olsen, P.E. 1984. The skull and pectoral girdle of the parasemionotid fish *Watsonulus eugnathoides* from the Early Triassic Sakamena Group of Madagascar, with comments on the relationships of the holosteans fishes. Journal of Vertebrate Paleontology 4: 481- 499.

\_\_\_\_ y McCune, A.R. 1991. Morphology of the *Semionotus elegans* species group from the Early Jurassic part of the Newark Supergroup of eastern North America with comments on the

- Family Semionotidae (Neopterygii). *Journal of Vertebrate Paleontology* 11(3): 269–292.
- Oppel, A. 1865. Die tithonische Etage. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 17: 535-558.
- Pángaro, F., Veiga, R. y Vergani, G. 2002. Evolución tecto-sedimentaria del área de Cerro Bandera, Cuenca Neuquina, Argentina. V Congreso Argentino de Hidrocarburos, Mar del Plata (electronic format), IAPG, Buenos Aires, Argentina.
- Parent, H. 2003. The ataxioceratid ammonite fauna of the Tithonian (Upper Jurassic) of Casa Pincheira, Mendoza (Argentina). *Journal of South American Earth Science* 16: 143-165.
- Parrish, J.T. 1993. Climate of the Supercontinent Pangea. *The Journal of Geology* 101: 215-233.
- \_\_\_\_\_, Ziegler, A.M. y Scotese, C.R., 1982. Rainfall patterns and the distribution of coals and evaporites in the Mesozoic and Cenozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 40: 67-101.
- \_\_\_\_\_, y Patterson F. 1988. Wind directions predicted from global circulation models and wind directions determined from eolian sandstones of the western United States: A comparison. *Sedimentary Geology* 56: 261-282.
- Patterson C. 1968. The caudal skeleton on lower liassic pholidophorid fishes. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* 16: 203-239.
- \_\_\_\_\_, 1973. Interrelationships of holosteans. En: Greenwood PH, Miles RS, Patterson C, (eds.) *Interrelationships of fishes*. London: Academic Press. 233-305.
- \_\_\_\_\_, 1975. The braincase of pholidophorid and leptolepid fishes, with a revision of the actinopterygian braincase. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Series B* 269: 257-579.
- \_\_\_\_\_, 1977. The contribution of paleontology to teleostean phylogeny. En: Hecht, M.K., Goody, P.C., Hecht, B.M. (eds.). *Major patterns in vertebrate evolution*: 579-643. Plenum Press, New York.
- \_\_\_\_\_, 1982. Morphology and interrelationships of primitive actinopterygian fishes. *American Zoology* 22: 241-259.
- \_\_\_\_\_, y Rosen, D.E. 1977. Review of the ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 158: 83-172.
- Pazos, P.J. 2009. Síntesis icnológica de las unidades marinas de la Cuenca Neuquina, nuevos datos y perspectivas. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 65(2): 362-372.
- Pindell, J. 1994. Evolution of the Gulf of Mexico and the Caribbean. En: S. K. Donovan y T. A. Jackson (eds.), *Caribbean geology, an introduction*: 13–40. Kingston, Jamaica: The University of the West Indies Publishers Association.

- Piveteau, J. 1935. Paléontologie de Madagascar. XXI. Les Poissons du Trias inférieure. Contribution à l'étude des actinoptérygiens. *Annales de Paléontologie* 23:8 1-180.
- Platnick, N.I., Griswold, C.E. y Coddington, J.A., 1991. On missing entries in cladistic analysis. *Cladistics* 7: 337-343.
- Ploszkiewicz, J.V.; Orchuela, I.A.; Vailard, J.C. y Viñes, R.F. 1984. Compresión y desplazamiento lateral en la zona de Falla Huincul. Estructuras asociadas. Provincia del Neuquén. IX° Congreso Geológico Argentino, Actas 2 : 163-169. Buenos Aires.
- Pol, D. y Escapa, I. 2009. Unstable taxa in cladistic analysis: identification and the assessment of relevant characters. *Cladistics* 25: 1-13.
- Poplin, C., 2004. The dermosphenotic in early actinopterygians, a nomenclatural problem: In: Arratia G., and Tintori, A., (eds.): *Mesozoic Fishes 3 -Systematics, paleoenvironments and biodiversity* Verlag Dr. Friedrich Pfeil, p. 165-178.
- Prevosti, F.J. y Chemisquy M.A. 2010. The impact of missing data on real morphological phylogenies: influence of the number and distribution of missing entries. *Cladistics* 26: 326-339.
- Pszczolkowski, A. 1978. Geosynclinal sequences of the Cordillera de Guaniguanico in western Cuba; their lithostratigraphy, facies development and paleogeography, *Acta Geologica Polonica* 28 (1): 1-96.
- Quenstedt, F.A. 1852. *Handbuch der Petrefaktenkunde*. IV+792 pp. Laupp'schen Buchhandlung, Tübingen.
- \_\_\_\_ 1856-1858. *Der Jura*. 842 pp. Laupp'schen Buchhandlung, Tübingen.
- Rafinesque C.S. 1819. Prodrome de 70 nouveaux genres d'animaux découverts dans l'intérieur des Etats-Unis d'Amerique Durand l'année 1818. *Journal de Physique* 88: 417-422.
- \_\_\_\_ 1920. *Ichthyologia Ohiensis* (Parte 8). *Western Review and Miscellaneous Magazine* 3: 165-429.
- Rambaut, A. 2009. FigTree. Tree Figure Drawing Tool Versión 1.3.1. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh.
- Ramos, V.A. 1978. Estructura. En Yrigoyen M. R. (ed.) *Geología y Recursos Naturales del Neuquén*. 7° Congreso Geológico Argentino (Buenos Aires), Relatorio: 99-118.
- Ramos, V.A. y Folguera, A. 2005. Tectonic evolution of the Andes of Neuquén: Constraints derived from the magmatic arc and foreland deformation. En: A case study in sequence stratigraphy and basin dynamics. Spalletti, L.; Veiga, G.; Schwarz, E.; Howell, J.; (eds.). Geological Society of London, Special Publication 252: 15-35.
- Rayner, D. 1941. The Structure And Evolution Of The Holostean Fishes. *Biological Reviews* 16:218-237.
- \_\_\_\_ 1948. The Structure of Certain Jurassic Holostean Fishes with Special Reference to Their



- Neurocrania. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological 233:287-345.
- \_\_\_\_\_ 1951 On the cranial structure of an early palaeoniscid, *Kentuckia* gen nov. Transactions of the Royal Society of Edinburgh 62: 58-83.
- Regan C.T. 1923. The Skeleton of *Lepidosteus*, with remarks on the origin and evolution of the lower Neopterygian Fishes. Proc. Zool. Soc. London. 1923: 445-461.
- Retallack, G.J., 1999. Postapocalyptic greenhouse paleoclimate revealed by earliest Triassic paleosols in the Sydney Basin, Australia. Geological Society of America Bulletin 111: 52-70.
- Riccardi, A.C. 1983. The Jurassic of Argentina and Chile. En: Moullade, M. y Nairn A.E. (eds.) The Phanerozoic geology of the world II. The Mesozoic B: 201-263. Elsevier
- \_\_\_\_\_ 1991. Jurassic and Cretaceous marine connections between the southeast Pacific and Tehys. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 87: 155-189.
- \_\_\_\_\_ y Gulisano, C.A. 1990. Unidades limitadas por discontinuidades. Su aplicación al Jurásico andino. Revista de la Asociación Geológica Argentina 45 (3-4): 346-364.
- \_\_\_\_\_ y Gulisano, C.A. 1992. Unidades limitadas por discontinuidades: su aplicación al Jurásico Andino. Revista de la Asociación Geológica Argentina 45(3-4): 346-364. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_, Westermann, G.E.G. y Levy, R. 1971. The Lower Cretaceous Ammonitina *Olcostephanus*, *Leopoldia* and *Favrella* from west-central Argentina. Palaeontographica 136: 83-121.
- \_\_\_\_\_, Westermann, G.E.G. y Elmi S. 1989. The Bathonian-Callovian ammonite zones of the Argentine-Chilenean Andes. Geobios 22: 553-597.
- Richter, M. y Thomson, M.R.A. 1989. First Aspidorhynchidae (Pisces; Teleostei) from Antarctica. Antarctic Science 1: 57-64.
- Romer, A. 1945. Vertebrate Paleontology. Segunda Edición. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Rougier, G.W., 1996. Los mamíferos mesozoicos. Ciencia Hoy 6 (32): 1-8.
- Rusconi, C. 1946. Un pez jurásico de Mendoza. Notas Preliminares e estudos, Divisão de Geologia, Ministerio de Agricultura, Brasil 32: 1-9.
- \_\_\_\_\_ 1948. Nuevo plesiosaurio, pez y langostas de mar del Jurásico de Mendoza. Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza 2: 3-12.
- Saint-Seine, P. 1949. Les poissons des calcaires lithographiques de Cerin (Ain), Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon 2: 1-257.
- Santos, R. da S., 1945. Revalidação de *Aspidorhynchus comptoni* Agassiz, do Cretáceo do Ceará, Brasil. Notas preliminares e estudos Divisão de Geologia Mineral, Depart. Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro 29: 1-12.
- \_\_\_\_\_ 1985. Sobre a presença de *Vinctifer* Jordan (Pisces, Aspidorhynchiformes) na Formação Muribeca, Estado de Alagoas, in Coletânea de trabalhos paleontológicos, Depart. Nacional

- de Produção Mineral, Brasília: 151-154.
- \_\_\_\_\_. 1990. *Vinctifer longirostris*, do Cretáceo inferior da formação Marizal, Estado da Bahia, Brasil. Anais da Academia brasileira de Ciências, Rio de Janeiro 62 (3): 251-260.
- Sanmartín, I. y Ronquist, F. 2004. Southern hemisphere biogeography inferred by event based models: plant versus animal patterns. *Systematic Biology* 53: 216-243.
- Scasso, R.A. y Concheyro, A., 1999 Nanofósiles calcáreos, duración y origen de ciclos calizomarga (Jurásico tardío de la Cuenca Neuquina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 54(3): 289-296.
- \_\_\_\_\_, Alonso, M.S., Lanés, S. Villar, H.J. y Lippai, H. 2002. Petrología y geoquímica de una ritmita marga-caliza del Hemisferio Austral: El Miembro Los Catutos (Formación Vaca Muerta), Tithoniano medio de la Cuenca Neuquina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 57 (2): 143-159.
- Schaeffer, B. y Patterson C. 1984. Jurassic fishes from the western United States, with comments on Jurassic fish distribution. *American Museum Novitates* 2796: 1-86.
- Schettino, A. y Scotese, C.R., 2005. Apparent polar wander paths for the major continents (200 Ma-present day): a palaeomagnetic reference frame for global plate tectonic reconstructions, *Geophysical International Journal* 163(2): 727-759.
- Schröder K.M., López-Arbarello A. y Ebert M. 2012. *Macrosemimimus* gen. nov. (Actinopterygii, Semionotiformes) from the Late Jurassic of Germany, England and France. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32(3): 512-529.
- Schultze, H-P. 1966. Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid zu-Rundschuppen). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 126: 232-314.
- \_\_\_\_\_. 1996. The scales of Mesozoic actinopterygians. En: Arratia, G. y Viohl, G. (eds.): *Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology*: 83-93. Verlag Dr. Pfeil, München.
- \_\_\_\_\_. 2004. Mesozoic sarcopterygians. En: Arratia, G. y Tintori, A. (eds.) *Mesozoic Fishes 3 - Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 463-492, München.
- \_\_\_\_\_. 2008. Nomenclature and homologization of cranial bones in actinopterygians. En *Mesozoic Fishes 4- Homology and Phylogeny* Arratia, G.; Schultze, H-P y Wilson, M.V.H (eds.): 23-48. Verlag Dr. Pfeil, München.
- Schultze, H.-P. y Arratia, G. 1986. Reevaluation of the caudal skeleton of actinopterygian fishes. I. *Lepisosteus* and *Amia*. *Journal of Morphology* 190: 215-241.
- \_\_\_\_\_. 1988. Reevaluation of the caudal skeleton of some actinopterygian fishes. II. *Hiodon*, *Elops* and *Albula*. *Journal of Morphology* 195: 257-303.
- \_\_\_\_\_. 1989. The composition of the caudal skeleton of teleosts (Actinopterygii, Osteichthyes). -

- Zoological Journal of the Linnean Society 97: 189-231.
- \_\_\_\_ y Arratia, G. 1988. Reevaluation of the caudal skeleton of some actinopterygian fishes. 11. *Hiodon, Elops* and *Albula*. Journal of Morphology, 195: 257-303.
- \_\_\_\_ y Stöhr, D. 1996. *Vinctifer* (Pisces, Aspidorhynchidae) aus der Unterkreide (oberes Aptium) von Kolumbien. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 199: 395-415.
- Schweigert, G. 2007. Ammonite biostratigraphy as a tool for dating Upper Jurassic lithographic limestones from South Germany – first results and open questions. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 245: 117-125.
- Seilacher, A. 1973 - Biostratinomy: The sedimentology of biologically standardized particles. En: Ginburg, N. (ed.): Evolving concepts in Sedimentology. Johns Hopkins University Press, Baltimore: 159-177.
- \_\_\_\_ 1984. Sedimentary structures tentatively attributed to seismic events. Marine Geology 55:1-12.
- \_\_\_\_ 1995. Black-Shale Models: an observational approach. Europa 8: 23-25.
- \_\_\_\_, Reif, W. E., y Westphal, F. 1985. Sedimentological, ecological and temporal patterns of Fossil Lagerstätten. Proceedings of the Royal Society of London, Series B 311: 5-23.
- Selezneva, A. A. 1985. Intensification on respiration as basis for evolutionary development of Actinopterygii. Journal of Ichthyology 25 (1): 100-109.
- Sire, J.-Y. y Meunier, F. J. 1994. The Canaliculi of Williamson in Holostean Bone (Osteichthyes, Actinopterygii): a Structural and Ultrastructural Study. Acta Zoologica 75: 235-247.
- Spalletti L.A., Gasparini Z., Veiga G., Schwarz E., Fernández M. & Matheos S., 1999. Facies anóxicas, procesos deposicionales y herpetofauna de la rampa marina tithoniano-berriasiana de la Cuenca Neuquina (Yesera del Tromen), Neuquén. Argentina. Revista Geológica de Chile 1(26): 109-123.
- \_\_\_\_, Franzese, J., Matheos, S., y Schwarz, E. 2000. Sequence stratigraphy of a tidally-dominated carbonate – siliciclastic ramp; the Tithonian of the southern Neuquén Basin, Argentina. Journal of the Geological Society, London 157: 433-446.
- Stewart, A. 1900. Cretaceous fishes. Teleosts. University Geological Survey of Kansas 6, Paleontology: 257-403.
- Stipanovic, P.N. 1969. El avance en los conocimientos del Jurásico Argentino a partir del esquema de Groeber. Revista de la Asociación Geológica Argentina 24(4): 367- 388.
- \_\_\_\_ y Rodrigo, F. 1968. The Jurassic and Neocomian diastrophism in Argentina and Chile. XXII International Geological Congress. Abstracts. Praga.
- \_\_\_\_ 1970a. El diastrofismo Jurásico en Argentina y Chile. IV Jornadas Geológicas Argentinas, Actas 2: 353-368. Buenos Aires.



- Storey, M., Mahoney, J. J., Saunders, A. D., Duncan, R. A., Kelley, S. K. y Coffin, M. F. 1995. Timing of hot spot-related volcanism and the break-up of Madagascar and India. *Science* 267: 852-855.
- Tankard, A.J., Uliana, M.A., Welsink, H., Ramos, V.A., Turic, M., Franca, A., Milani, E., De Brito Neves, B., Eyles, N., Skarmeta, J., Santa Ana, H., Wiens, F., Cibrián, M., López-Paulsen, O., Germs, G., De Wit, M., Machacha, T., y Miller, R.M.G. 1995. Structural and tectonic controls of basin evolution in southwestern Gondwana during the Phanerozoic. En: Tankard, A.J., Suárez-Soruco, M. y Welsink, H. (eds.) *Petroleum Basins of South America*, American Association of Petroleum Geologists, Memoir 62: 5-52.
- Taverne, L. 1975. Etude ostéologique de *Leptolepis caheni*, Téléostéen fossile du Jurassique supérieur (Kimméridgien) de Kisangani (ex-Stanleyville, Zaïre) précédemment décrit dans le genre *Paraclupeavus*. *Extrait de la Revue de Zoologie Africaine* 89: 821-853.
- \_\_\_\_\_. 1977. On the Actinopterygian fishes from the Cenomanian of the Kyu River (Burma, Pakokku District) *Geologisches Jahrbuch* 23: 47-59.
- \_\_\_\_\_. 1981. Les Actinopterygii de l'Aptien inférieur (Tock.) d'Helgoland. *Mittelungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg* 51: 43-82.
- \_\_\_\_\_. 1998. Les poissons crétacés de Nardò. 60. *Belonostomus* sp. (Aspidorhynchidae) et considérations sur les relations entre les Aspidorhynchiformes et les Téléostéens (Pisces, Actinopterygii). *Bolletino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona* 22: 275-290.
- \_\_\_\_\_. 2001. Position systématique et relations phylogénétiques de *Paraclupavus* ("*Leptolepis*") *caheni*, téléostéen marin du Jurassique moyen de Kisangani (Calcaires de Songa, étage de Stanleyville), République Démocratique du Congo. *Musée royal de l'Afrique centrale, Tervuren (Belg.), Département du Géologie et Mineralogie, Rapports Annual 1999-2000*: 55-76.
- Thies, D. 1989. *Lepidotes glorieae*, sp. nov. (Actinopterygii: Semionotiformes) from the Late Jurassic of Cuba. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9: 18-40.
- Thiollière, V. 1854. Description des poisson fossils provenant des gisements coralliens du Jura dans le Bugey. Première livraison, H. Geog, edit. Lyon:1-27.
- \_\_\_\_\_. 1858. Note sur le poisson fossils du Bugey et sur l'application de la méthode Cuvier à leur classement. *Bulletin de la Société Géologique de France Paris deuxième série* 15: 782-793.
- Tintori, A. 1977. Toarcian fishes from the Lombardian basin. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana* 16: 143-152.
- Toombs, H.A. y Rixon, A.E., 1959. The use of acids in the preparation of vertebrate fossils. *Curator* 2: 304-312.

- Uliana, M. A., L. Legarreta, G. A. Laffite y H. Villar, 1999. Estratigrafía y geoquímica de las facies generadoras de hidrocarburos en las cuencas petrolíferas de Argentina. 4º Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Actas 1: 1- 61. Mar del Plata.
- Vajda, V. y Wigforss-Lange, J. 2009. Onshore Jurassic of Scandinavia and related areas, GFF, 131:1-2: 5-23.
- Veiga, G.D., Spalletti, L.A. y Flint, S. 2002. Aeolian/fluvial interactions and high resolution sequence stratigraphy on a non-marine lowstand wedge: the Avilé Member of the Agrio Formation (Lower Cretaceous), central Neuquén basin, Argentina. *Sedimentology* 49: 1001-1019.
- \_\_\_\_\_, Spalletti, L.A., Howell, J.A. y Schwarz, E. (eds) 2005. The Neuquén Basin, Argentina: A Case Study in Sequence Stratigraphy and Basin Dynamics. Geological Society, London, Special Publications, 252. 336 pp.
- Véran, M. 1988. Les elements accessoires de l'archyoldien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyes) fossiles et actuels. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle. Serie C 54: 1-98.
- Vergani, G.D., Tankard, A.J., Belotti, H.J. y Welsink, H.J. 1995. Tectonic evolution and paleogeography of the Neuquén Basin, Argentina. In: Tankard, A.J., Suárez Soruco, R. y Welsink, H.J. (eds) Petroleum Basins of South America. AAPG Memoirs, 62: 383-402.
- Vetter, B. 1881. Die Fische aus dem lithographischen Schiefer im Dresdener Museum Mittheilungen aus dem Königlichen Mineralogisch-Geologischen und Prehistorischen Museum in Dresden 4: 118pp.
- Viohl, G. 1996. The paleoenvironment of the Late Jurassic fishes from the southern Franconian Alb (Bavaria, Germany). En: Arratia, G. and Viohl, G. (eds.) Mesozoic Fishes - Systematics and Paleocology, Verlag Dr. Friedrich Pfeil: 513-528, München.
- Volkheimer, W., Rauhut, O.W.M. Quattrocchio, M.E. y Martinez, M.A. 2008. Jurassic Paleoclimates in Argentina, a review. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 63 (4): 549-556.
- Wagner, A. 1860a. Zur Charakteristik der Gattungen *Sauropsis* und *Pachycormus* nebst ihren Verwandten, *Gel. Anz. k. Bayerische Akademie der Wissenschaften* 26-28: 209-227.
- \_\_\_\_\_. 1860b. Vergleichung der urweltlichen Fauna des lithographischen Schiefers von Cirin mit der gleichnamigen Ablagerungen im fränkischen Jura. *Gel. Anz. k Bayerische Akademie der Wissenschaften* 48-51:390-412.
- \_\_\_\_\_. 1863. Monographie der fossilen Fishche aus den lithographischen Schiefers Bayerns. Zweite Abtheilung. *Abh. Bayer. Akad. Wiss.* 2: 611-748.
- Wallace, A.R. 1876. The geographical distribution of animals, with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the Earth's surface. Vol. I. London, Macmillan and Company.

- Weaver, Ch., 1927. The Roca Formation in Argentina. *American Journal of Science*, 5ta Serie, 13: 417-434.
- \_\_\_\_\_. 1931. Paleontology of the Jurassic and Cretaceous of west central Argentina. *Memoir University Washington* 1: 1- 469. Seattle.
- Weigelt, J. 1927. Über Biostratonomie. *Der Geologe* 42: 1069-1076.
- Weitzel, K. 1930a. Riesenfische aus den Solnhofener Schiefern von Langenaltheim. *Nat. und Mus.* 60: 23-31.
- Weitzel, K. 1930b. Drei Riesenfische aus den Solnhofener Schiefern von Langenaltheim. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gessellschaft* 60: 23-31.
- Wenz, S. 1968. Compléments a l'étude des poissons Actinopterygiens du Jurassique Français. *Cahiers Paléontol.* 276 pp. París (Centre Natl. Res. Sci).
- Westoll, T.S. 1944. The Haplolepididae, a new family of Late Carboniferous bony fishes. A study in taxonomy and evolution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York 83: 1-122, pis. 1-10.
- Wheeler, W.C., 1992. Extinction, sampling and molecular phylogenetics. in: Novacek, M., Wheeler, Q. (Eds.), *Extinction and Phylogeny*. Columbia University Press, New York, pp. 205-215.
- \_\_\_\_\_. 1995. Sequence alignment, parameter sensitivity, and the phylogenetic analysis of molecular data. *Systematic Biology* 44: 321-331.
- Wiley, E.O. 1976. The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii: Lepisosteidae). *Miscellaneous publication* - University of Kansas, Museum of Natural History. 64: 1-111.
- \_\_\_\_\_. 1981. *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. Wiley, New York 439pp.
- Wilkinson, M. 1992. Ordered versus unordered characters. *Cladistics* 8: 375-383.
- \_\_\_\_\_. 1995. Coping with abundant missing entries in phylogenetic inference using parsimony. *Systematic Biology* 44: 501-514.
- \_\_\_\_\_. 1995. More on reduced consensus methods. *Systematic Biology* 44: 435-439.
- Windhausen, A. 1914. Contribución al conocimiento geológico de los territorios del Río Negro y Neuquén, con un estudio de la región petrolífera de la parte central del Neuquén (Cerro Lotena y Covunco). *Anales del Ministerio de Agricultura, Sección Geología, Mineralogía y Minería* 10(1): 1- 60.
- Wiens, J.J., 1998. Does adding characters with missing data increase or decrease phylogenetic accuracy? *Systematic Biology* 47: 625-640.
- \_\_\_\_\_. 2003a. Incomplete taxa, incomplete characters and phylogenetic accuracy: is there a missing data problem? *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 297-310.

- \_\_\_\_\_. 2003b. Missing data, incomplete taxa, and phylogenetic accuracy. *Systematic Biology* 52: 528–538.
- \_\_\_\_\_. 2005. Can incomplete taxa rescue phylogenetic analyses from long-branch attraction? *Systematic Biology* 54: 731–742.
- \_\_\_\_\_. 2006. Missing data and the design of phylogenetic analyses. *Journal of Biomedical Informatics* 39: 34–42.
- \_\_\_\_\_, Moen, D.S., 2008. Missing data and the accuracy of Bayesian phylogenetics. *Journal of Systematics Evolution* 46: 307–314.
- Woodward, A. S. 1889. *Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Nat. Hist.)* 1 474 pp. Londres.
- \_\_\_\_\_. 1890. Notes on some ganoid fishes from the English Lower Lias. *The annals and magazine of Natural History serie 6* (5): 430-436.
- \_\_\_\_\_. 1895. *Catalogue of the fossil fishes in the British Museum of Natural History*, 3, 544 pp. Londres.
- \_\_\_\_\_. 1896a. Notes on the collection of fossil fishes from the Upper Lias of Ilminster in the Bath Museum. *Proc. Bath. Nat. Hist. Antiq. Field Club* 8: 233-242.
- \_\_\_\_\_. 1896b. On the fossil fishes of the Upper Lias of Whitby. Parte II. *Proceedings of Yorkshire Geological and Polytechnic Society. Halifax, Leeds* 13: 155-170.
- \_\_\_\_\_. 1908. On some remains of *Pachycormus* and *Hypsocormus* from the Jurassic of Normandy. *Memoires de la Societe Linneenne du Nord de la France. Amiens* 23: 29-34.
- \_\_\_\_\_. 1918. *The Fossil Fishes of the English Wealden and Purbeck formations. Part 2. The Palaeontographical Society, London.* Pp. 49-104, pls 11-20.
- \_\_\_\_\_. 1938. On the specimen *Pachycormus* from the schistes de Grandcour at Bascharage. *Bulletin du Museum d'histoire naturelle de Belgique* 14: 48 (1-2).
- Yabumoto, Y., Yang, S.Y. y KIM, T.W. 2006. Early Cretaceous freshwater fishes from Japan and Korea. *Journal of Paleontological Society of Korea* 22: 119–132.
- Yrigoyen, M.R. 1991. Hydrocarbon resources from Argentina. In: *World Petroleum Congress, Buenos Aires. Petrotecnia*, 13, Special Issue: 38– 54.





## **Sistemática y relaciones biogeográficas de los peces del Titoniano (Jurásico tardío) de la Cuenca Neuquina de Argentina**

**Lic. Soledad Gouiric Cavalli**

Trabajo de Tesis para optar por el  
título de Doctor en Ciencias Naturales

Director: Dr. Alberto Luis Cione  
(Facultad de Ciencias Naturales y Museo,  
Universidad Nacional de La Plata, CONICET)  
Tomo II. La Plata 2013

The background of the cover features a stylized illustration of four fish swimming in a tank. The tank is represented by horizontal bands of color: a light orange band at the top, a white band in the middle, and a darker orange band at the bottom. The fish are: a large, long, grey fish with a long, pointed snout and a single eye, curving from the top right towards the center; a smaller, purple fish with a single eye, swimming horizontally in the middle; a green fish with a single eye, swimming horizontally below the purple fish; and a yellow fish with a single eye, swimming horizontally at the bottom. The fish are rendered in a simple, illustrative style with visible scales and fins.

# Tomo II Ilustraciones

Soledad Gouiric Cavalli

2013



The background features a large, stylized illustration of four fish. At the top is a long, slender blue fish with a pointed snout and a grid-like pattern on its body. Below it are three other fish: a purple one, a green one, and an orange one, all with various patterns and colors. The background is composed of horizontal bands of light orange, white, and light blue.

# Tabla de Contenidos

Soledad Gouiric Cavalli  
2013



## Tabla de Contenidos

### **CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN**

Figura 1.1	8
Figura 1.2	9
Figura 1.3	10
Figura 1.4	11
Figura 1.5	11
Figura 1.6	12

### **CAPÍTULO 2: MATERIALES Y MÉTODOS**

Figura 2.1	14
Figura 2.2	15
Figura 2.3	16
Figura 2.4	17
Figura 2.5	17

### **CAPÍTULO 3: CONTEXTO GEOLÓGICO**

Figura 3.1	19
Figura 3.2	20
Figura 3.3	21
Figura 3.4	21
Figura 3.5	22
Figura 3.6	23
Figura 3.7	24
Figura 3.8	25
Figura 3.9	26
Figura 3.10	26
Figura 3.11	27
Figura 3.12	27
Figura 3.13	28
Figura 3.14	28
Figura 3.15	29
Figura 3.16	30

### **CAPÍTULO 4: REVISIÓN SISTEMÁTICA**

Figura 4.1	31
Figura 4.2	32
Figura 4.3	33
Figura 4.4	33
Figura 4.5	34
Figura 4.6	35
Figura 4.7	36
Figura 4.8	37
Figura 4.9	38
Figura 4.10	38

<b>Figura 4.11</b>	<b>39</b>
<b>Figura 4.12</b>	<b>40</b>
<b>Figura 4.13</b>	<b>41</b>
<b>Figura 4.14</b>	<b>41</b>
<b>Figura 4.15</b>	<b>42</b>
<b>Figura 4.16</b>	<b>43</b>
<b>Figura 4.17</b>	<b>44</b>
<b>Figura 4.18</b>	<b>45</b>
<b>Figura 4.19</b>	<b>45</b>
<b>Figura 4.20</b>	<b>46</b>
<b>Figura 4.21</b>	<b>46</b>
<b>Figura 4.22</b>	<b>47</b>
<b>Figura 4.23</b>	<b>47</b>
<b>Figura 4.24</b>	<b>48</b>
<b>Figura 4.25</b>	<b>49</b>
<b>Figura 4.26</b>	<b>49</b>
<b>Figura 4.27</b>	<b>50</b>
<b>Figura 4.28</b>	<b>51</b>
<b>Figura 4.29</b>	<b>52</b>
<b>Figura 4.30</b>	<b>53</b>
<b>Figura 4.31</b>	<b>54</b>
<b>Figura 4.32</b>	<b>55</b>
<b>Figura 4.33</b>	<b>56</b>
<b>Figura 4.34</b>	<b>57</b>
<b>Figura 4.35</b>	<b>58</b>
<b>Figura 4.36</b>	<b>59</b>
<b>Figura 4.37</b>	<b>61</b>
<b>Figura 4.38</b>	<b>62</b>
<b>Figura 4.39</b>	<b>62</b>
<b>Figura 4.40</b>	<b>63</b>
<b>Figura 4.41</b>	<b>63</b>
<b>Figura 4.42</b>	<b>64</b>
<b>Figura 4.43</b>	<b>64</b>
<b>Figura 4.44</b>	<b>65</b>
<b>Figura 4.45</b>	<b>65</b>
<b>Figura 4.46</b>	<b>66</b>
<b>Figura 4.47</b>	<b>67</b>
<b>Figura 4.48</b>	<b>68</b>
<b>Figura 4.49</b>	<b>68</b>
<b>Figura 4.50</b>	<b>69</b>
<b>Figura 4.51</b>	<b>70</b>
<b>Figura 4.52</b>	<b>71</b>
<b>Figura 4.53</b>	<b>72</b>
<b>Figura 4.54</b>	<b>72</b>
<b>Figura 4.55</b>	<b>73</b>
<b>Figura 4.56</b>	<b>74</b>
<b>Figura 4.57</b>	<b>74</b>
<b>Figura 4.58</b>	<b>75</b>
<b>Figura 4.59</b>	<b>76</b>

<b>Figura 4.60</b>	<b>77</b>
<b>Figura 4.61</b>	<b>78</b>
<b>Figura 4.62</b>	<b>79</b>
<b>Figura 4.63</b>	<b>79</b>
<b>Figura 4.64</b>	<b>80</b>
<b>Figura 4.65</b>	<b>81</b>
<b>Figura 4.66</b>	<b>81</b>
<b>Figura 4.67</b>	<b>82</b>
<b>Figura 4.68</b>	<b>83</b>
<b>Figura 4.69</b>	<b>84</b>
<b>Figura 4.70</b>	<b>85</b>
<b>Figura 4.71</b>	<b>86</b>
<b>Figura 4.72</b>	<b>87</b>
<b>Figura 4.73</b>	<b>88</b>
<b>Figura 4.74</b>	<b>89</b>
<b>Figura 4.75</b>	<b>89</b>
<b>Figura 4.76</b>	<b>90</b>
<b>Figura 4.77</b>	<b>91</b>

## **CAPÍTULO 5: ANÁLISIS FILOGENÉTICOS**

<b>Figura 5.1</b>	<b>93</b>
<b>Figura 5.2</b>	<b>94</b>
<b>Figura 5.3</b>	<b>94</b>
<b>Figura 5.4</b>	<b>95</b>
<b>Figura 5.5</b>	<b>96</b>
<b>Figura 5.6</b>	<b>96</b>
<b>Figura 5.7</b>	<b>97</b>
<b>Figura 5.8</b>	<b>98</b>
<b>Figura 5.9</b>	<b>99</b>
<b>Figura 5.10</b>	<b>100</b>
<b>Figura 5.11</b>	<b>100</b>
<b>Figura 5.12</b>	<b>101</b>
<b>Figura 5.13</b>	<b>102</b>
<b>Figura 5.14</b>	<b>103</b>
<b>Figura 5.15</b>	<b>104</b>
<b>Figura 5.16</b>	<b>105</b>
<b>Figura 5.17</b>	<b>106</b>
<b>Figura 5.18</b>	<b>107</b>
<b>Figura 5.19</b>	<b>108</b>
<b>Figura 5.20</b>	<b>109</b>
<b>Figura 5.21</b>	<b>110</b>
<b>Figura 5.22</b>	<b>111</b>
<b>Figura 5.23</b>	<b>111</b>
<b>Figura 5.24</b>	<b>112</b>
<b>Figura 5.25</b>	<b>113</b>
<b>Figura 5.26</b>	<b>114</b>
<b>Figura 5.27</b>	<b>114</b>
<b>Figura 5.28</b>	<b>115</b>

<b>Figura 5.29</b>	<b>115</b>
<b>Figura 5.30</b>	<b>116</b>
<b>Figura 5.31</b>	<b>116</b>
<b>Figura 5.32</b>	<b>117</b>
<b>Figura 5.33</b>	<b>118</b>
<b>Figura 5.34</b>	<b>119</b>
<b>Figura 5.35</b>	<b>120</b>
<b>Figura 5.36</b>	<b>121</b>
<b>Figura 5.37</b>	<b>122</b>
<b>Figura 5.38</b>	<b>123</b>
<b>Figura 5.39</b>	<b>124</b>
<b>Figura 5.40</b>	<b>125</b>
<b>Figura 5.41</b>	<b>126</b>
<b>Figura 5.42</b>	<b>127</b>
<b>Figura 5.43</b>	<b>128</b>
<b>Figura 5.44</b>	<b>129</b>
<b>Figura 5.45</b>	<b>130</b>
<b>Figura 5.46</b>	<b>131</b>
<b>Figura 5.47</b>	<b>132</b>
<b>Figura 5.48</b>	<b>133</b>
<b>Figura 5.49</b>	<b>134</b>
<b>Figura 5.50</b>	<b>135</b>
<b>Figura 5.51</b>	<b>136</b>
<b>Figura 5.52</b>	<b>137</b>
<b>Figura 5.53</b>	<b>138</b>

## **CAPÍTULO 6: BIOGEOGRAFÍA**

<b>Figura 6.1</b>	<b>140</b>
<b>Figura 6.2</b>	<b>140</b>
<b>Figura 6.3</b>	<b>141</b>
<b>Figura 6.4</b>	<b>141</b>
<b>Figura 6.5</b>	<b>142</b>
<b>Figura 6.6</b>	<b>142</b>

## **Apéndices**

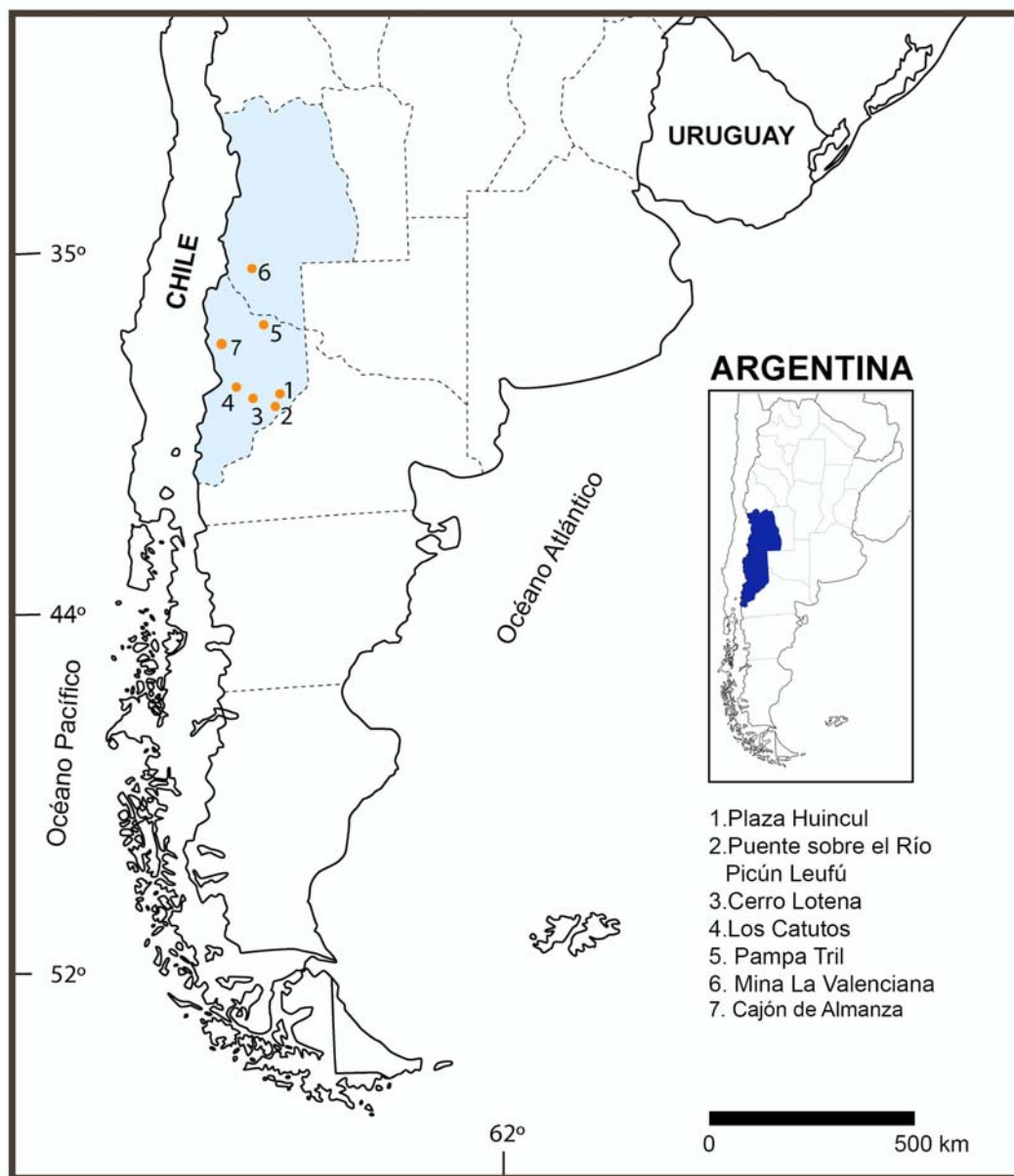
<b>Apéndice A</b>	<b>143</b>
<b>Apéndice B</b>	<b>164</b>
<b>Apéndice C</b>	<b>165</b>
<b>Apéndice D</b>	<b>167</b>

---

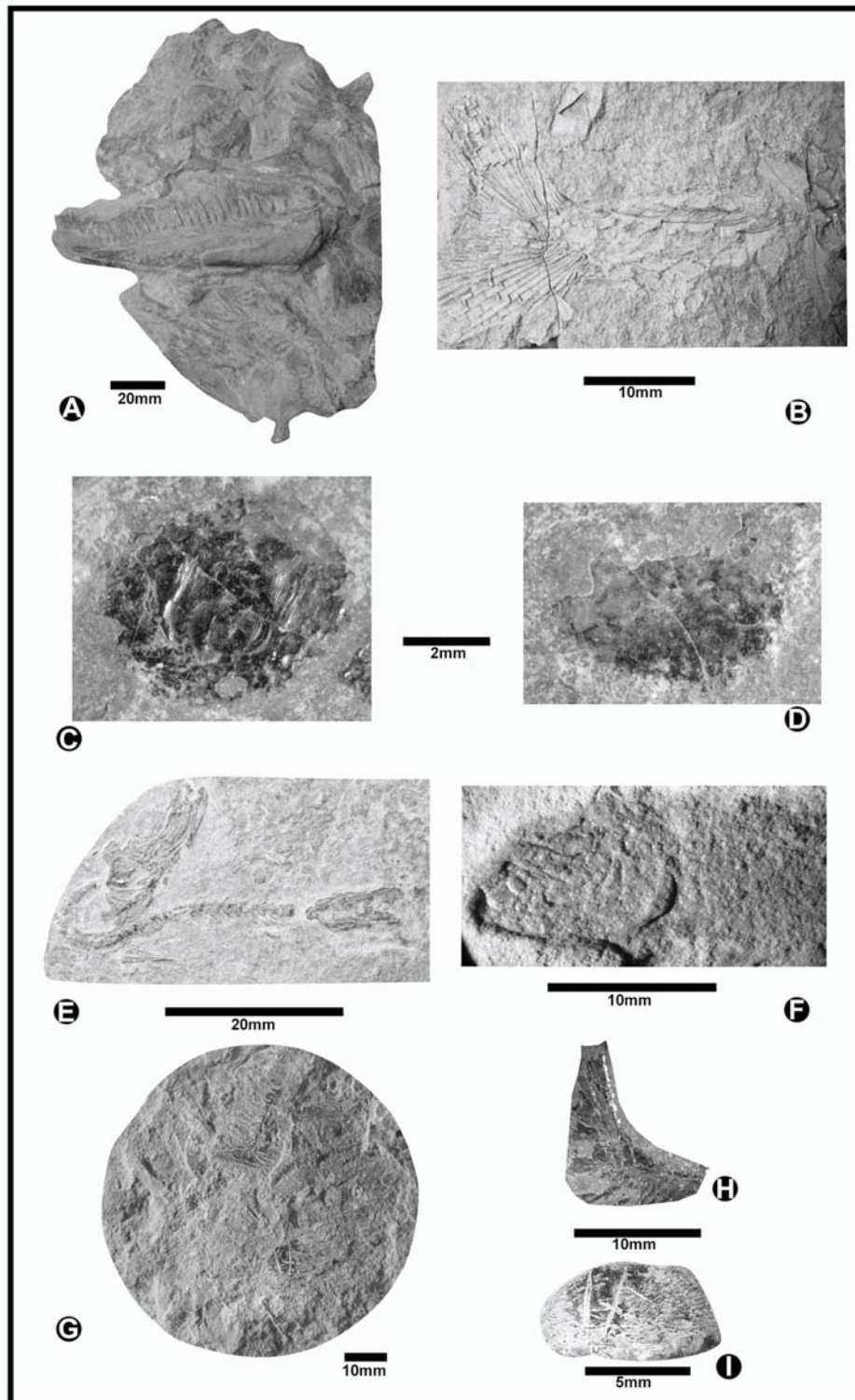
## Capítulo 1

---



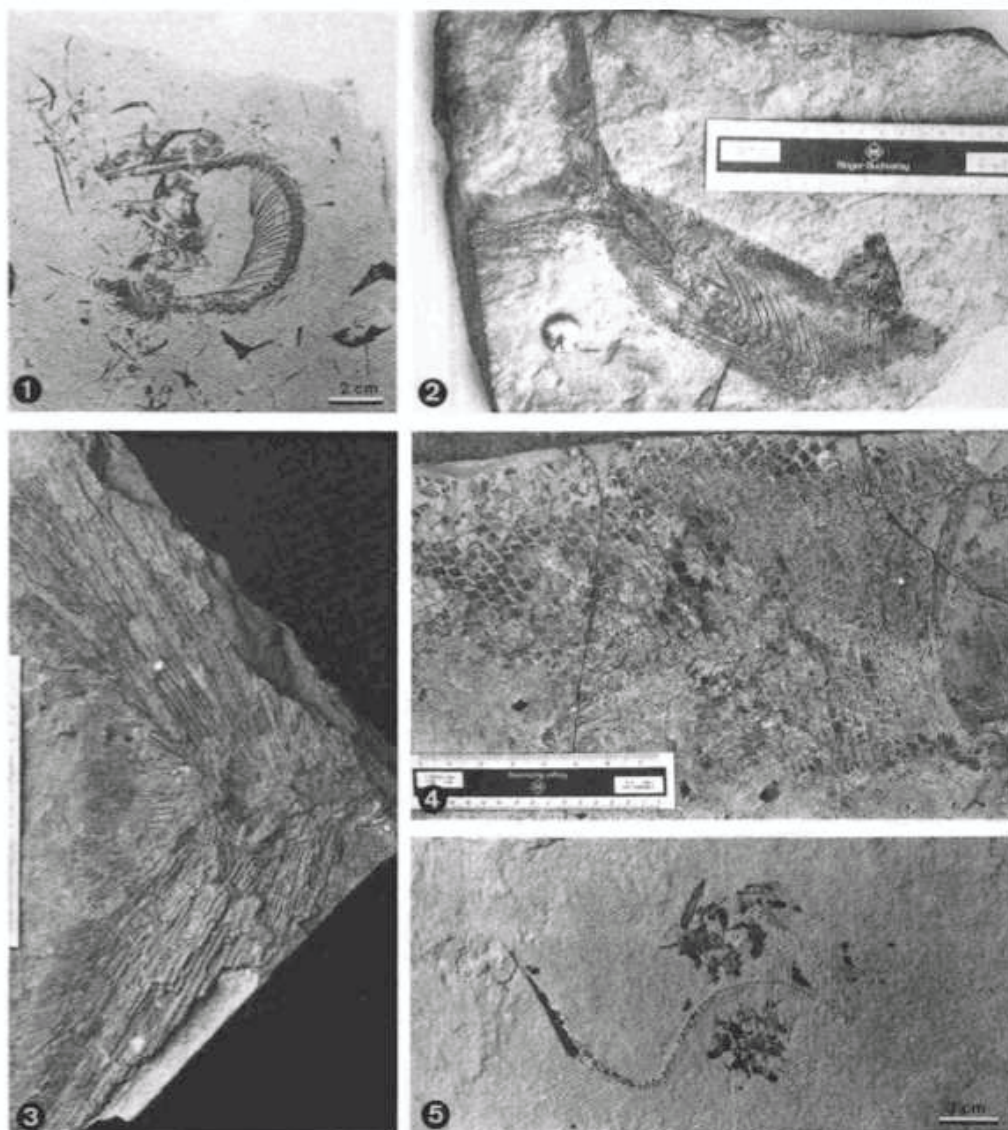


**Figura 1.1:** principales localidades portadoras de peces marinos jurásicos de Argentina. Todas las localidades se encuentran emplazadas dentro de la Cuenca Neuquina en dos formaciones (Picún Leufú y Vaca Muerta).

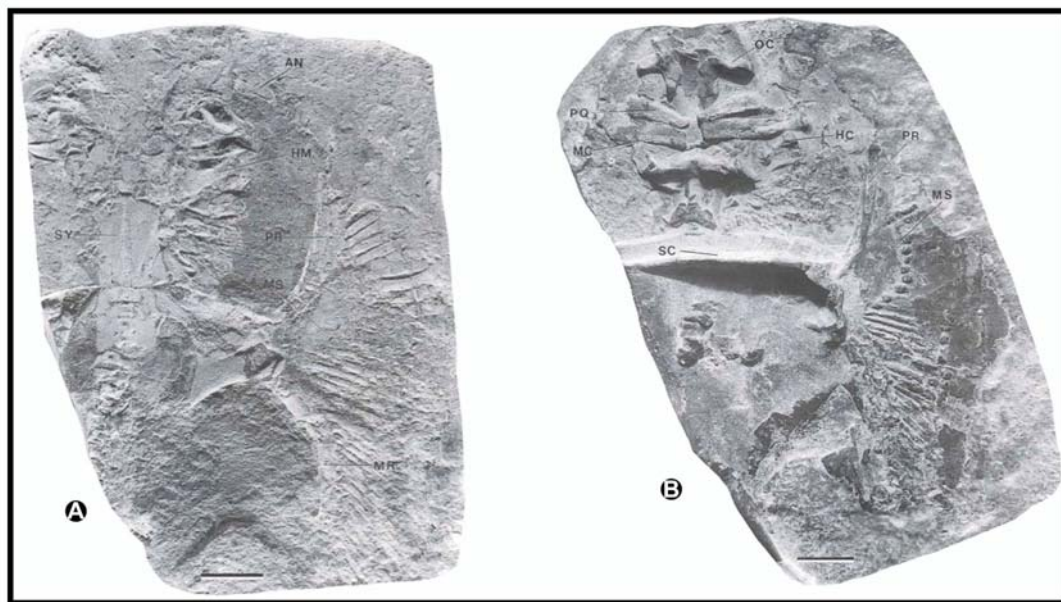


**Figura 1.2:** materiales tipo estudiados por Dolgopol de Saez (1939, 1940 a-b, 1949). **A-** *Notodectes argentinus* **B-** *Pholidophorus argentinus* **C-D-** Escamas de *Bunoderma baini* **E-** *Leptolepis argentinus* **F-** *L. australis* **G-** *L. patagonicus*, **H-** preopérculo de *L. patagonicus* **I-** opérculo de *L. patagonicus*.

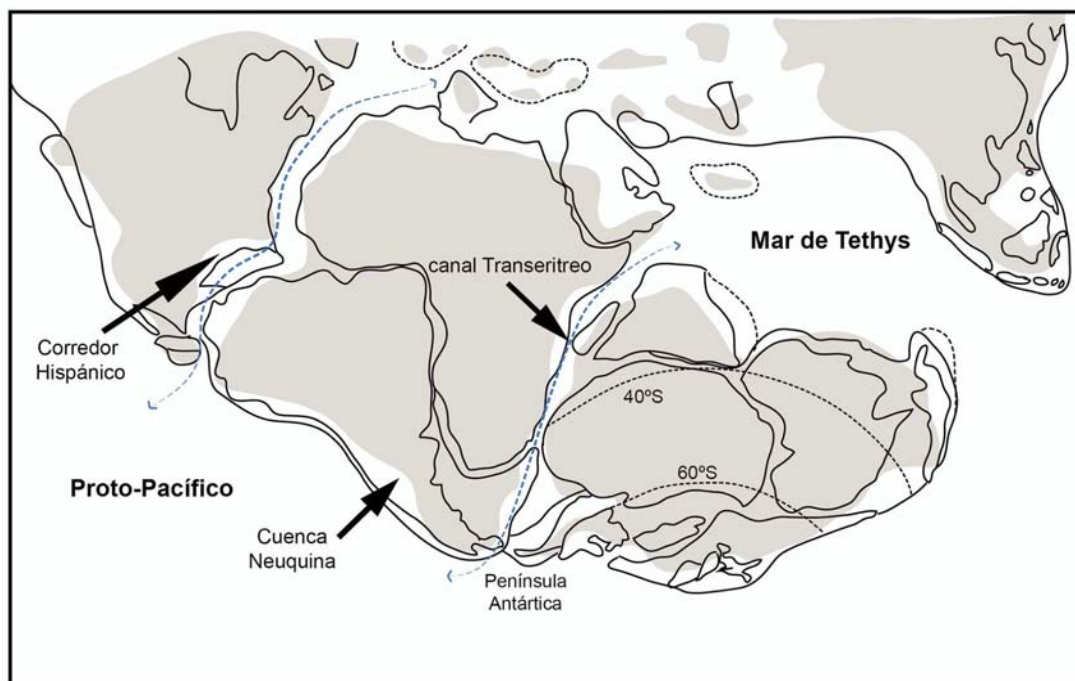




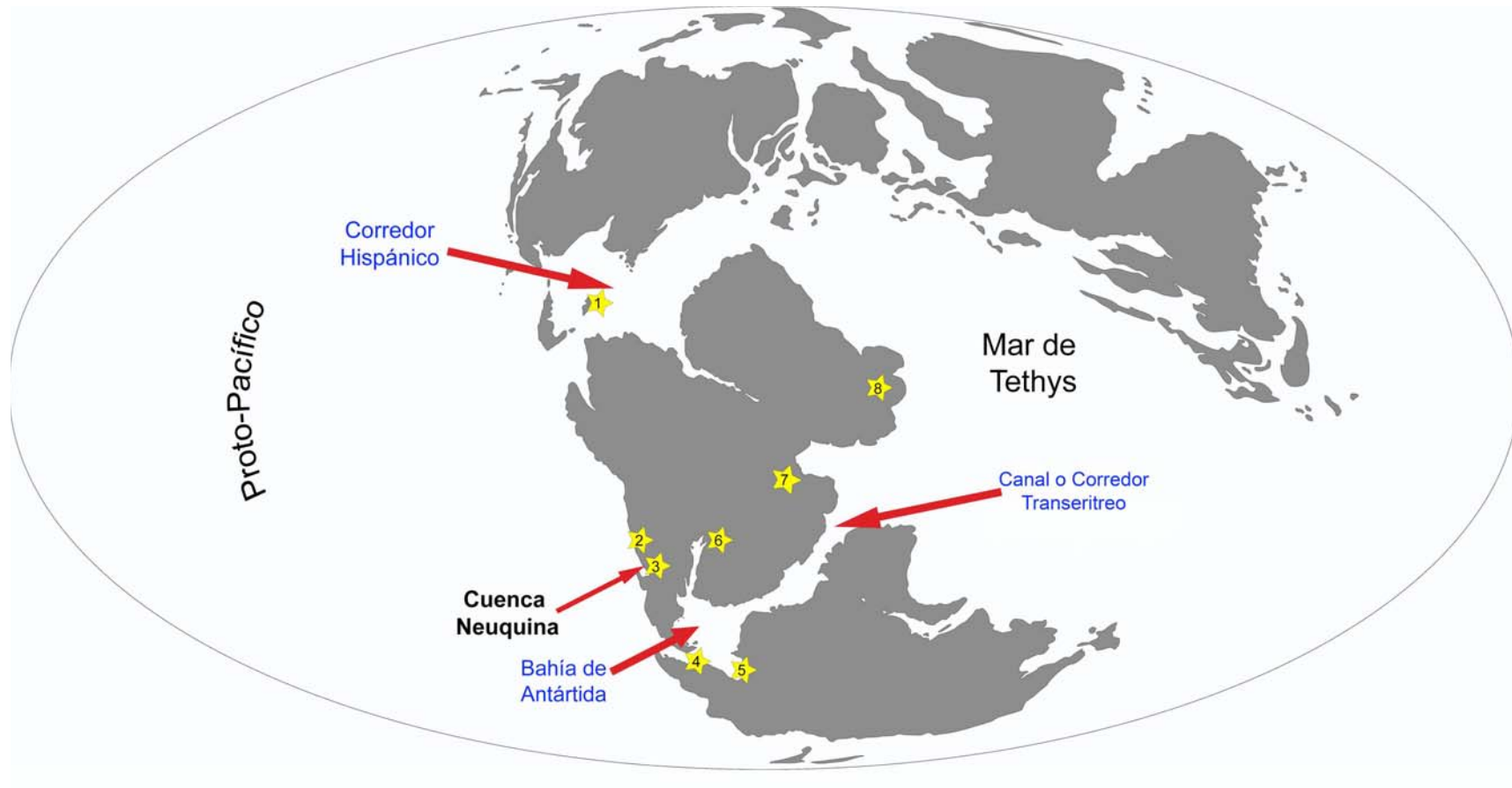
**Figura 1.3:** primer y segundo reporte de materiales provenientes de las calizas litográficas del Miembro Los Catutos (Formación Vaca Muerta) hecho por Cione *et al.* (1987) y Cione en Leanza y Zeiss (1990). 1- MOZ-Pv 2806, Teleósteos (*Tharsis-like*), 2- MOZ-Pv 16452, Halecomorphi (*caturid-like*), 3- MOZ-Pv 1533, Pachycormidae indet., 4- MOZ-Pv 2306, Semionotidae cf. *Lepidotes*, 5- MOZ-Pv 3642, Aspidorhynchidae cf. *Belonostomus*. Tomado de Leanza y Zeiss (1990).



**Figura 1.4:** reporte de materiales provenientes de las calizas litográficas del Miembro Los Catutos (continuación), MOZ-Pv 2564, Bathomorphii indet. **A-** Vista dorsal (invertida), **B-** Vista ventral. Escala=2cm. Abreviaturas: **AN**, anteorbital; **HM**, hiomandibular; **MC** cartílago de Meckel; **MR**, meptapterigio; **MS**, mesopterigio; **OC**, cápsula nasal; **PQ**, palatoc cuadrado; **PR**, propterigio; **SC**, escapulo-coracoides; **SY**, sinarcual. Modificado de Cione (1999).



**Figura 1.5:** paleogeografía durante el Jurásico Medio-Tardío (180-150 Ma), mostrando los principales corredores de comunicación con el Proto-Pacífico (líneas de puntos azules) y la Cuenca Neuquina de Argentina. El área sombreada representa los continentes emergidos en ese período temporal, las líneas negras representan la línea de costa actual. Modificado de Arratia y Hikuroa(2010).



**Figura 1.6:** principales localidades portadoras de peces marinos del Jurásico Tardío (150 Ma) de Gondwana. 1- Pinar del Río (Titoniano), Cuba; 2-Quebrada del Profeta (Oxfordiano), Chile; 3- Formación Vaca Muerta (Titoniano), Argentina; 4- Formación Ameghino (Kimmeridgiano-Berriasiano), Antártida; 5- Grupo Latady (Batoniano-Kimmeridgiano inferior), Antártida; 6-Cuenca del Congo - capas Stanleyville, África; 7- capas Songa (Kimmeridgiano), África; 8- Formación Mugher, Etiopía (Jurásico Tardío- Cretácico), África.

---

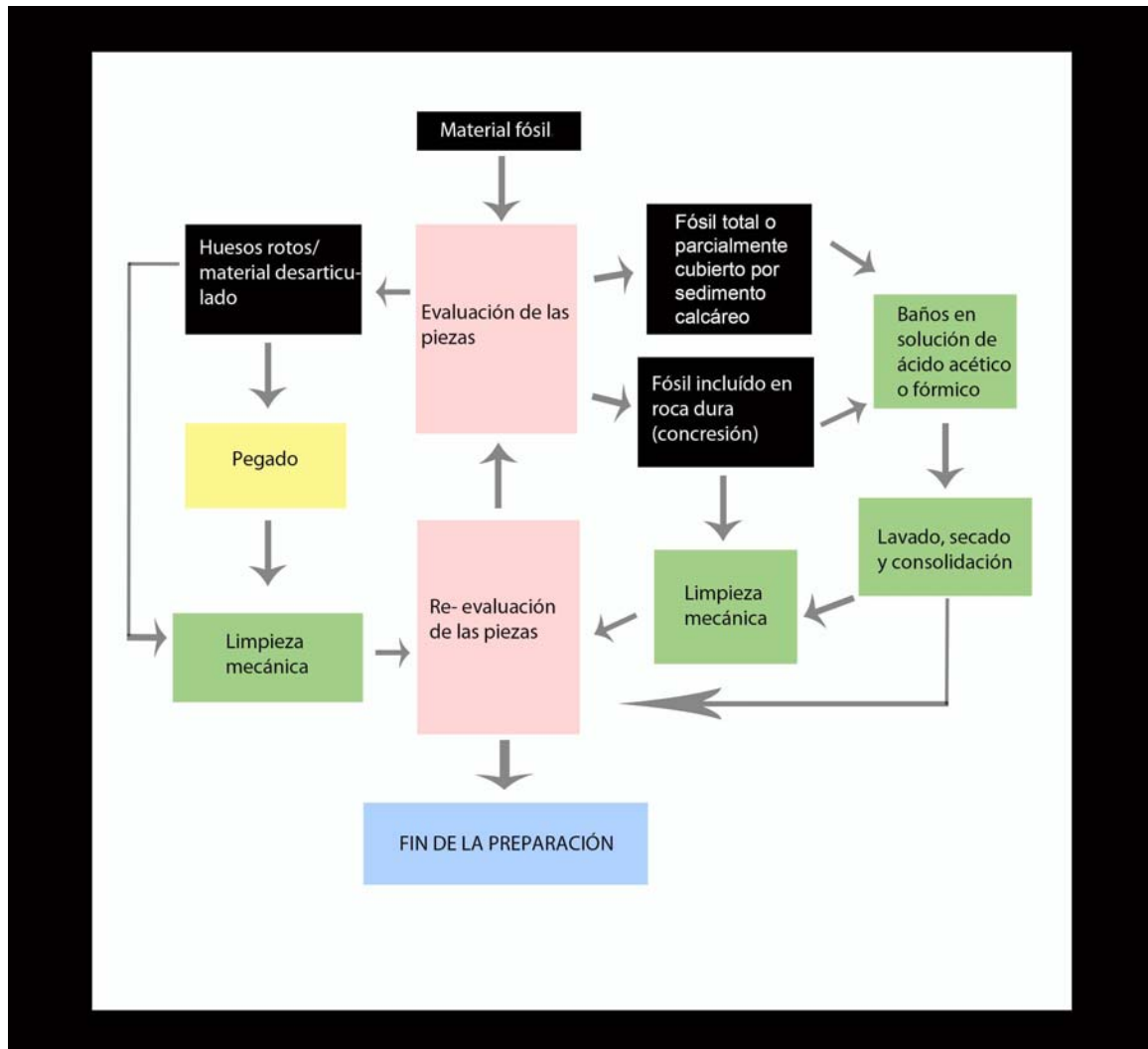
## Capítulo 2

---

# Materiales y Métodos



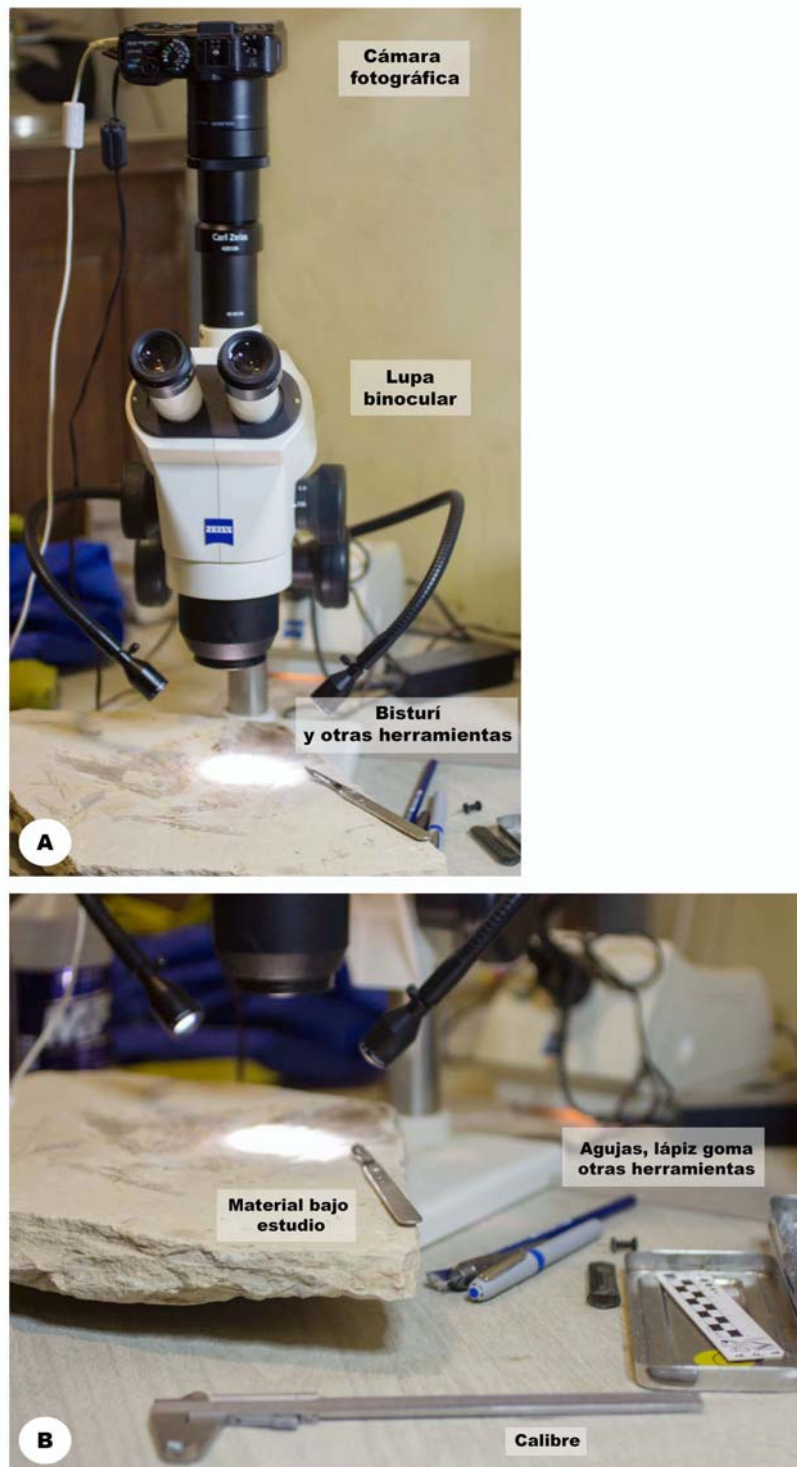




**Figura 2.1:** diagrama donde se muestran los pasos a seguir durante el proceso general de preparación de los peces fósiles objeto de estudio de esta tesis.

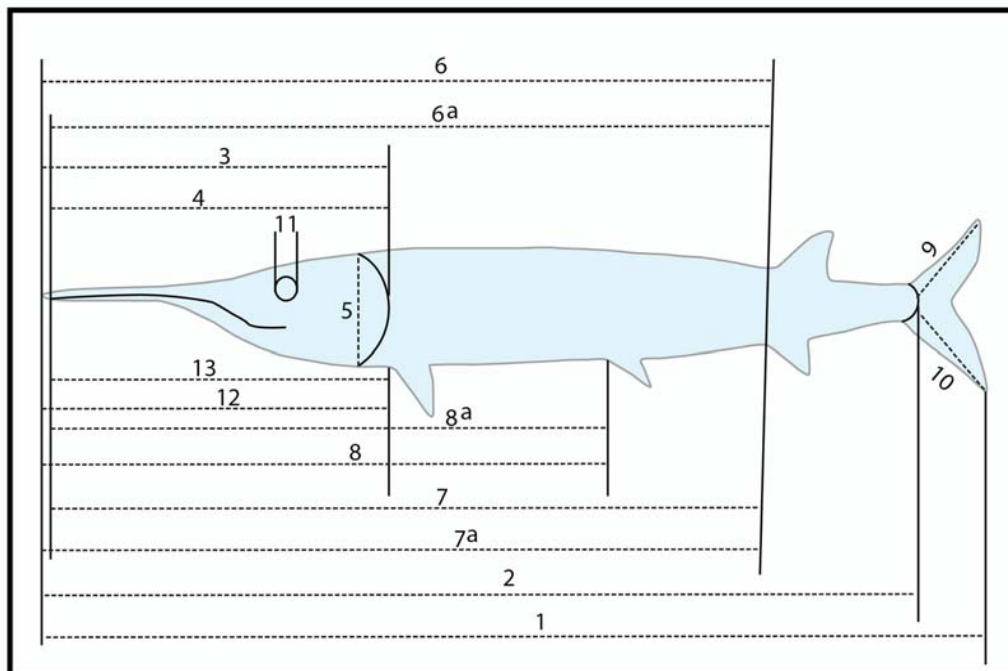


**Figura 2.2:** preparación química del material estudiado en esta tesis. **A-** Detalle de una de las bandejas, las burbujas denotan la actividad del ácido al interactuar con el carbonato de calcio de la roca. **B-** Detalle de una de las bandejas y la pileta de lavado. El material es lavado con un chorro de agua constante.

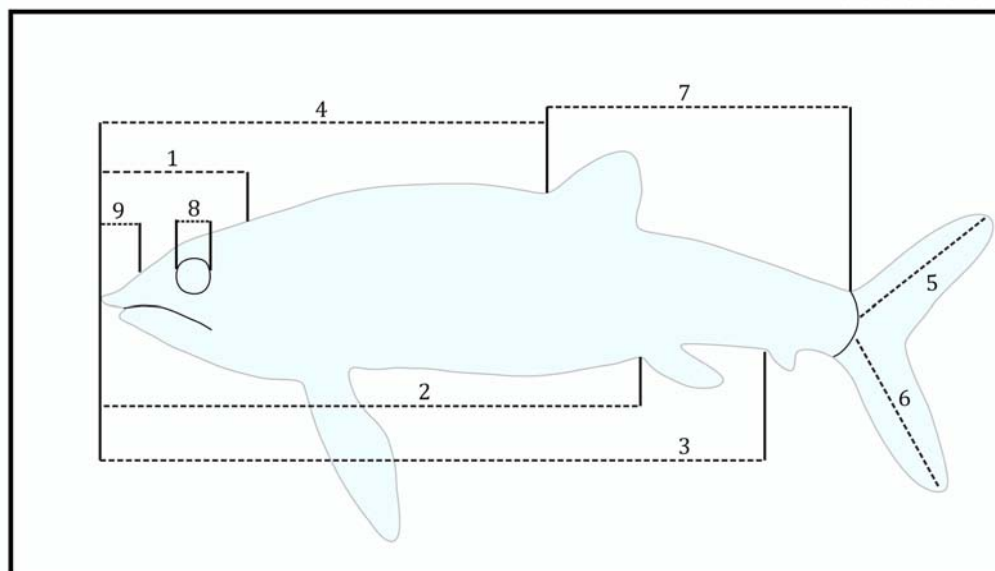


**Figura 2.3:** parte de los elementos utilizados en la preparación mecánica realizada bajo lupa binocular del material estudiado en esta tesis. A- Imagen que muestra la lupa binocular, cámara fotográfica usada y elementos utilizados para la limpieza. B- Detalle de una de las piezas que está siendo preparada bajo lupa binocular y con el calibre para la toma de medidas.





**Figura 2.4:** esquema de medidas consideradas en la descripción de los peces aspidorrínquidos. 1- Longitud total, 2- Long. estándar, 3- Long. del cráneo<sub>1</sub>, 4- Long. del cráneo<sub>2</sub>, 5- Altura del cráneo, 6- Distancia pre-dorsal<sub>1</sub>, 6<sup>a</sup>- Dist. pre-dorsal<sub>2</sub>, 7- Dist. pre-anal<sub>1</sub>, 7<sup>a</sup>- Dist. pre-anal<sub>2</sub>, 8- Dist. pre-pélvica<sub>1</sub>, 8<sup>a</sup>- Dist. pre-pélvica<sub>2</sub>, 9- Largo del lóbulo dorsal de la aleta caudal, 10- Largo del lóbulo ventral de la aleta caudal, 11- Ancho de la órbita, 12- Distancia pre-pectoral<sub>1</sub>, 13- Dist. pre-pectoral<sub>2</sub>. (Modificado de Brito 1997).



**Figura 2.5:** esquema de medidas consideradas en la descripción de los peces paquicórmidos. 1- Largo de la cabeza, 2- Origen de la aleta pélvica, 3- Origen de la a. anal, 4- Origen de la a. dorsal, 5- Largo del lóbulo dorsal de la aleta caudal, 6- L. del lóbulo ventral de la a. caudal, 7- Distancia entre el origen de la a. dorsal y origen de la a. caudal, 8- Diámetro de la órbita, 9- Longitud del rostro-dermo-etmoides.

---

## CAPÍTULO 3

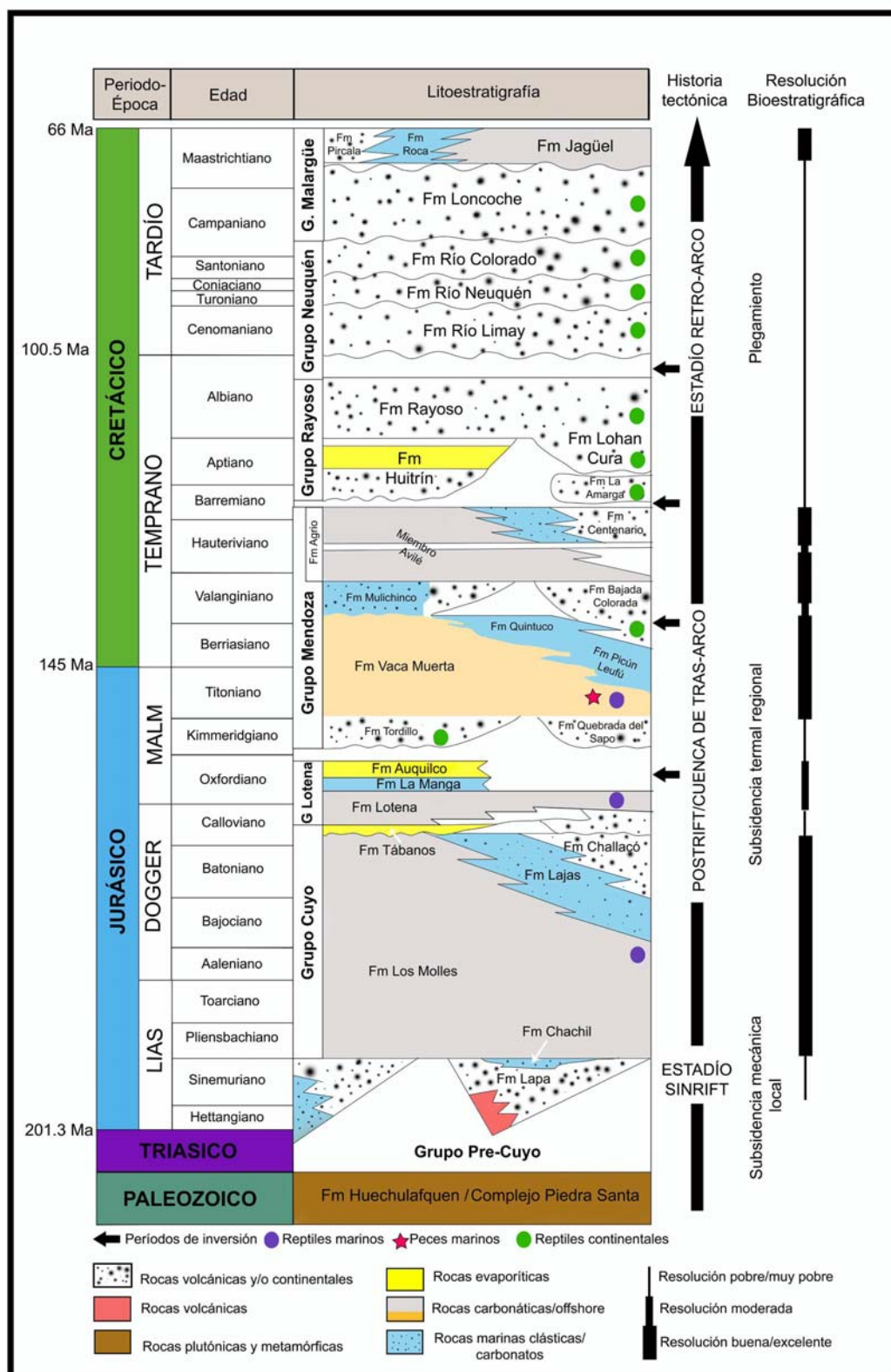
---



# CONTEXTO GEOLÓGICO



**Figura 3.1:** mapa de la Cuenca Neuquina de Argentina. Las estrellas muestran los sitios aproximados de donde provienen los materiales estudiados. (Modificado de Howell *et al.* 2005).

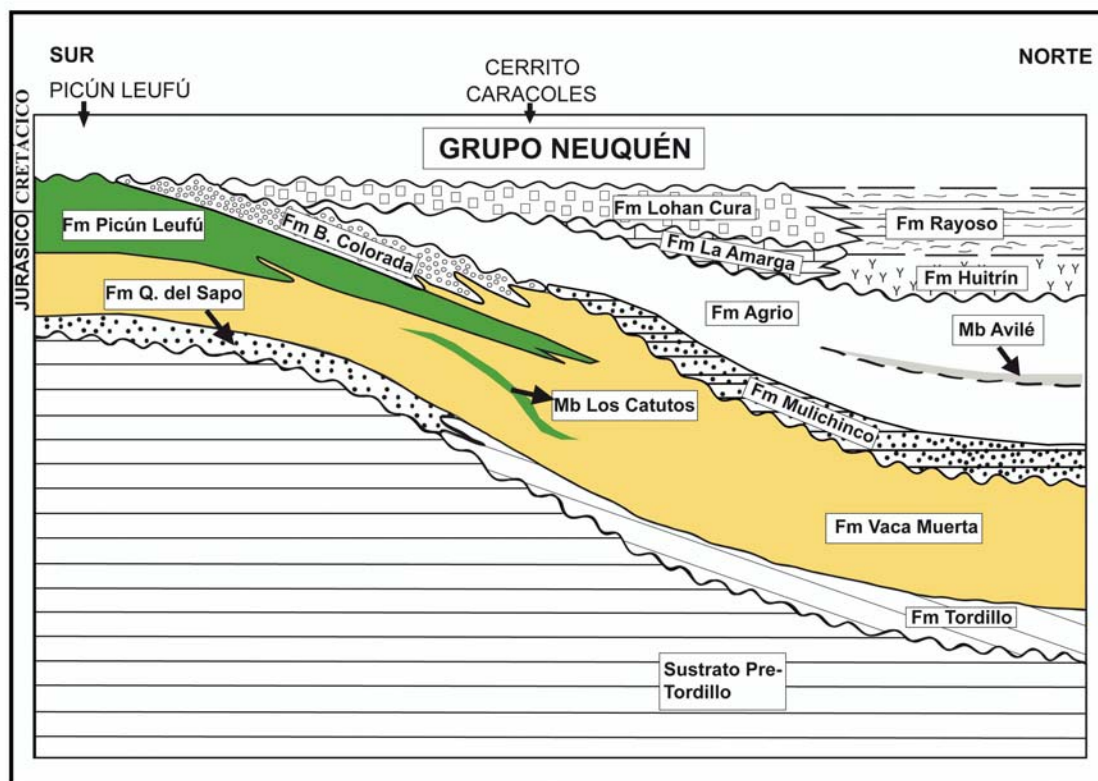


**Figura 3.2:** esquema que representa la cronoestratigrafía, historia tectónica y bioestratigrafía (sólo vertebrados), de la Cuenca Neuquina de Argentina. Sólo se representa la nomenclatura del sector neuquino de la Cuenca (Modificado de Howell *et al.* 2005).

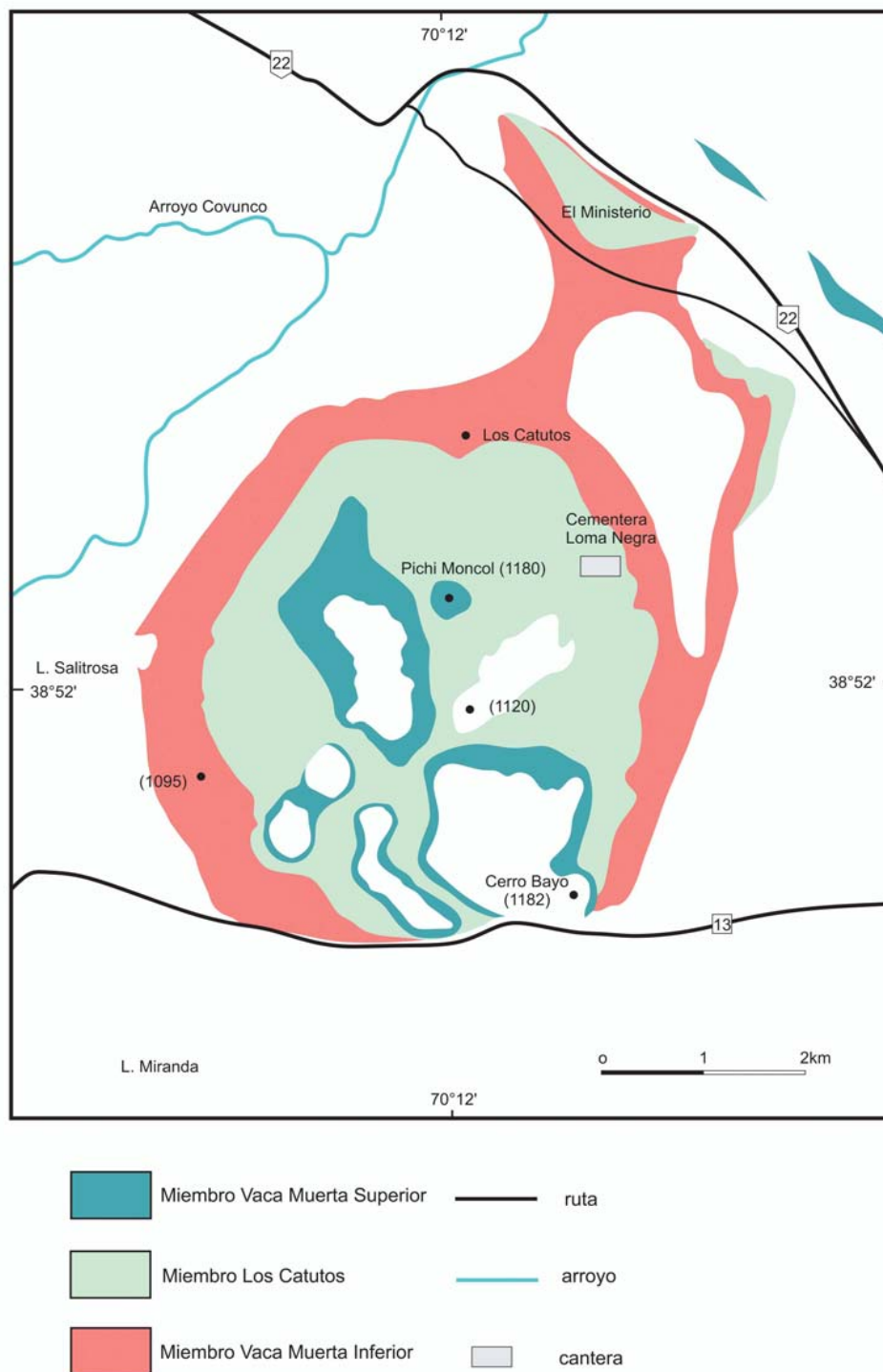




**Figura 3.3:** comarca Los Catutos, vista de la Cantera El Ministerio, Zapala, Provincia del Neuquén (fotografía gentileza de A. Garrido).



**Figura 3.4:** mapa geológico esquemático (no a escala) de las calizas litográficas en el área de Los Catutos, Zapala, Neuquén (Modificado de Leanza y Zeiss 1990).



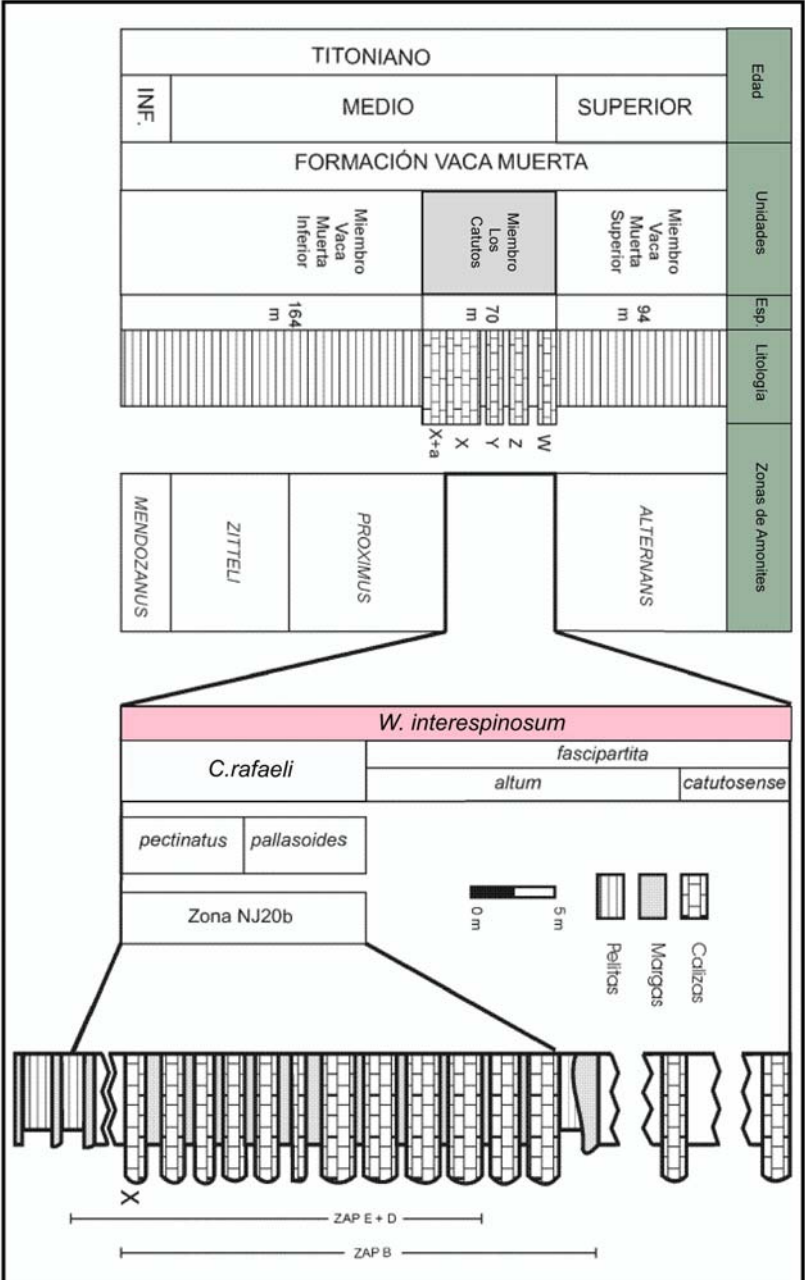
**Figura 3.5:** esquema de las formaciones aflorantes en el área de Cerritos Caracoles. Se observan en color la disposición de las Formaciones Vaca Muerta y Picún Leufú. Nótese que entre los miembros Vaca Muerta superior y Vaca Muerta inferior se encuentra emplazado el Miembro Los Catutos. (Modificado de Armella *et al.* 2007), (digitalización: L. Rasia).



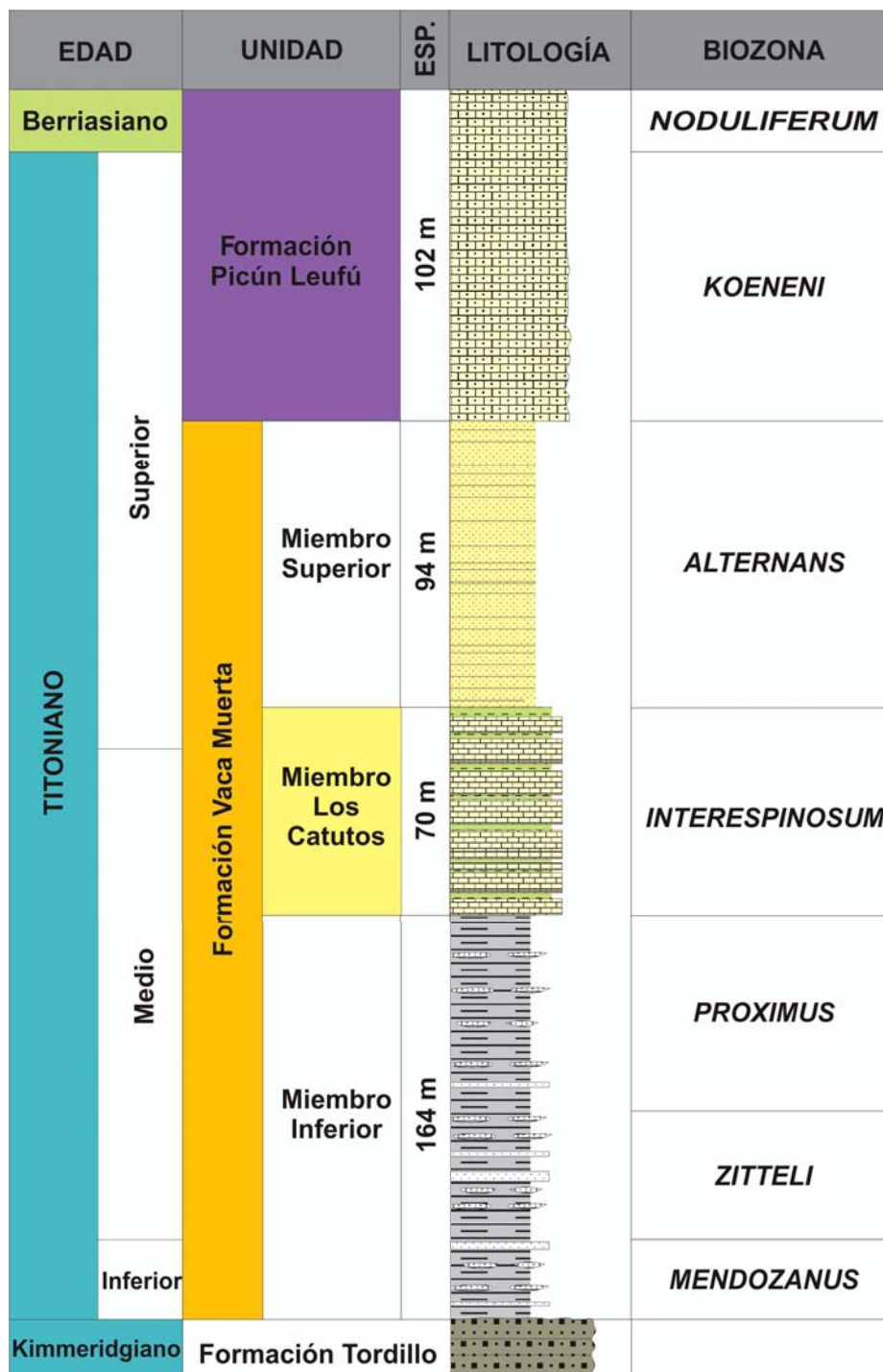


**Figura 3.6:** afloramiento de la Cantera El Ministerio, localidad tipo del Miembro Los Catutos. **A-** vista general, **B-** detalle del afloramiento. (fotografías cortesía de Alberto Garrido).

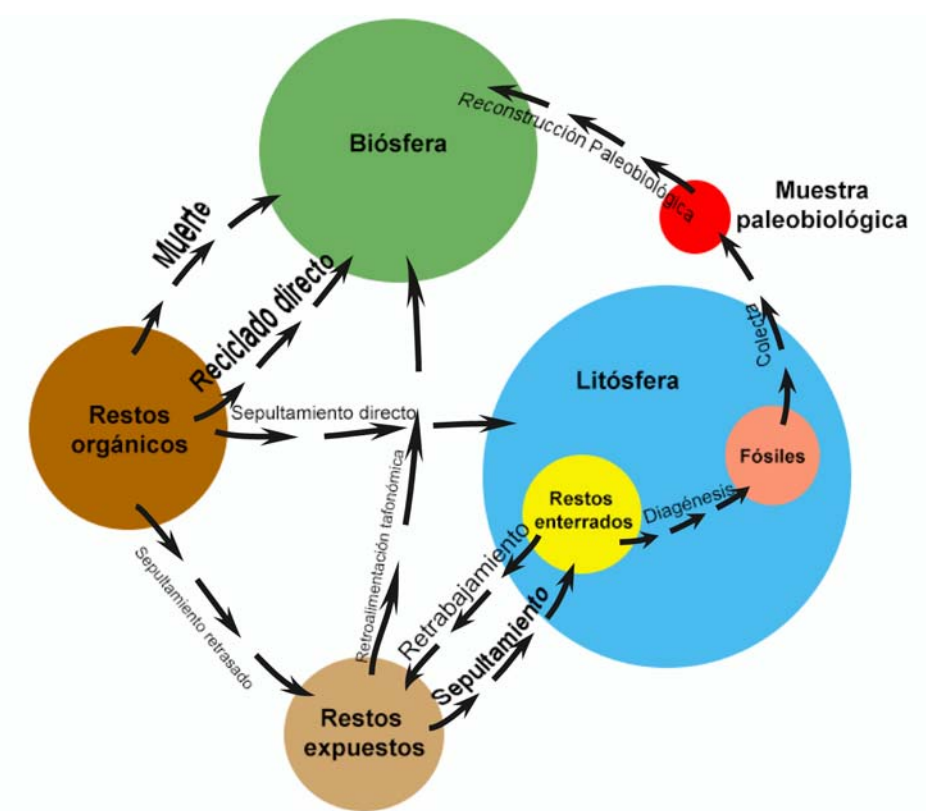




**Figura 3.7:** perfil geológico esquemático de la Formación Vaca Muerta, donde se destacan las biozonas de amonites: A biozonas establecidas por Leanza y Zeiss (1990) para la Formación Vaca Muerta. A la derecha una ampliación de la *interspinosum* y su correlación con la zona NJ20b. Las letras x+a, X, Y, Z y W indican los sectores portadoras de cáscaras de *Plantenkalk*” (Modificado de Scasso *et al.* 2002).



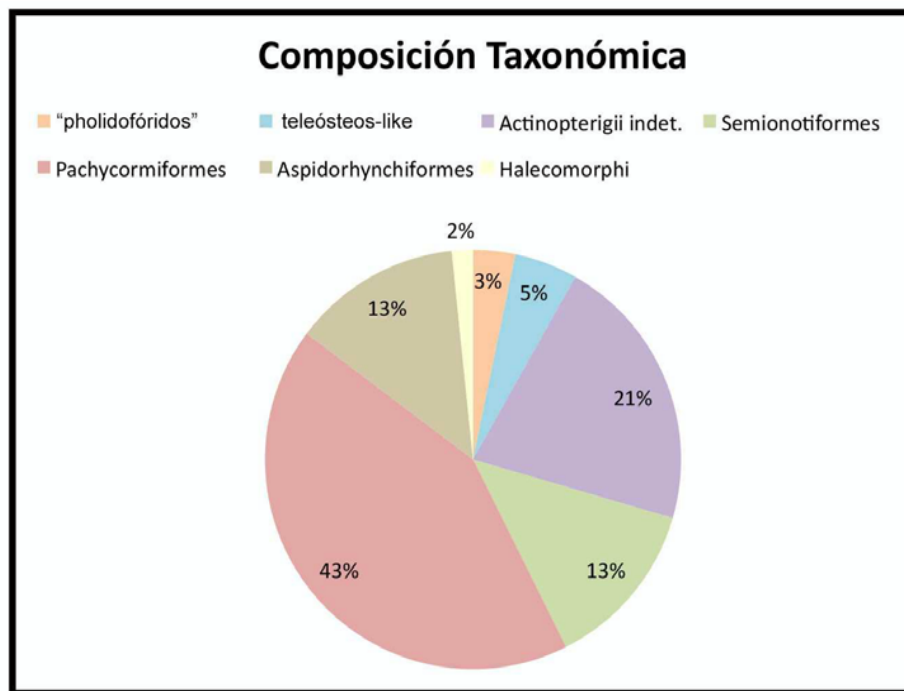
**Figura 3.8:** perfil generalizado de la Formación Vaca Muerta con las biozonas de amonites correspondientes. Modificado de Leanza y Zeiss (1990).



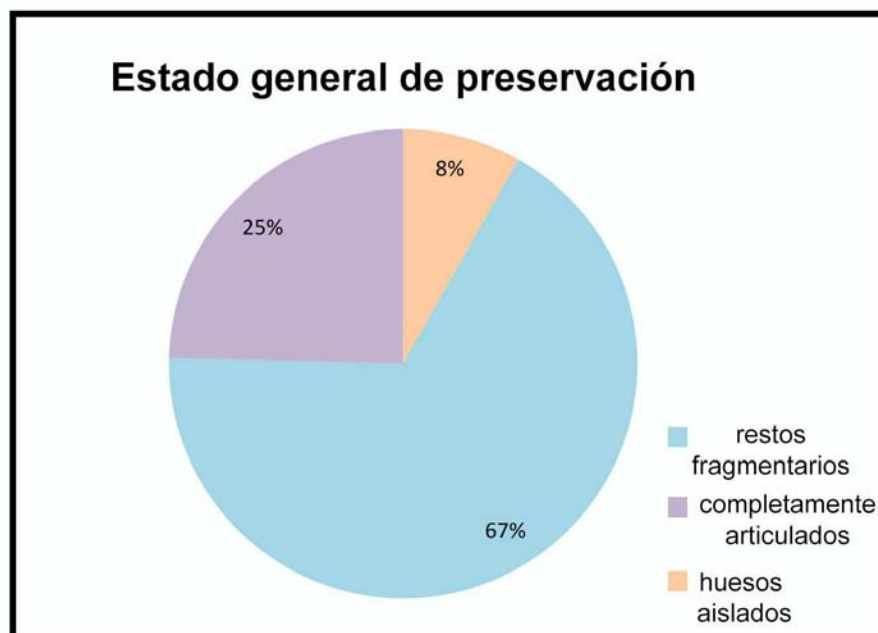
**Figura 3.9:** esquema clásico de las principales vías de interacción de los restos orgánicos desde la muerte hasta el hallazgo final. Cada camino es afectado por procesos tafonómicos y circunstancias que actúan como un filtro en la información (modificado de Behrensmeyer *et al.* 2000).

Producción biogénica-muerte	Enterramiento inicial	Desenterramiento inicial	Enterramiento final	Desent. final/ descubrim.	Autores
Fosilización					Lyell, 1833
Bioestratinomia					Weigelt, 1919
Acumulación (concentración)	Enterramiento (transporte y sedimentación)		Fosilización (mineralización y diagénesis)		Efremov, 1940
Tafonomía					
Necrolisis	Diagénesis		Diagénesis		Müller 1950, 1963, 979
Bioestratinomia					
Fosilización (Tafonomía)					Lawrence, 1968
Bioestratinomia			Diagénesis		
Tafonomía					
Bioestratinomia	Prefosilización		Fosilización Diagénesis		Seilacher, 1973
Tafonomía					
Sedimentación I	Diagénesis I	Sedimentación II	Diagénesis II		Seilacher, 1984
Tafonomía					
Necrología	Bioestratinomia		Diagénesis		Behrensmeyer y Kidwell, 1985
Tafonomía					
Necrolisis	Prefosilización		Fosilización Meteorización		Seilacher 1992, 1995
Bioestratinomia		Diagénesis			
Tafonomía					

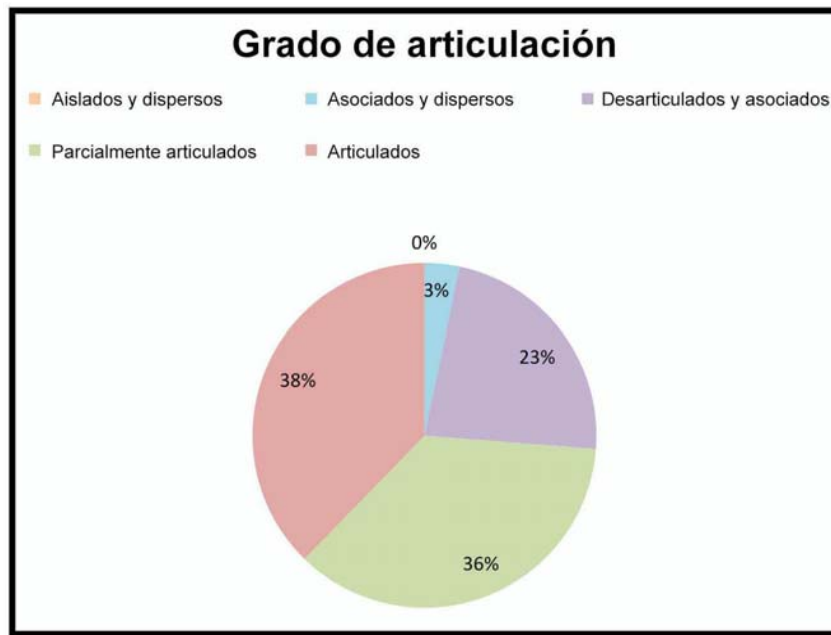
**Figura 3.10:** Sistemas de clasificación utilizados para definir la tafonomía, los procesos y disciplinas que ella comprende. Modificado de Fernández-López (2000).



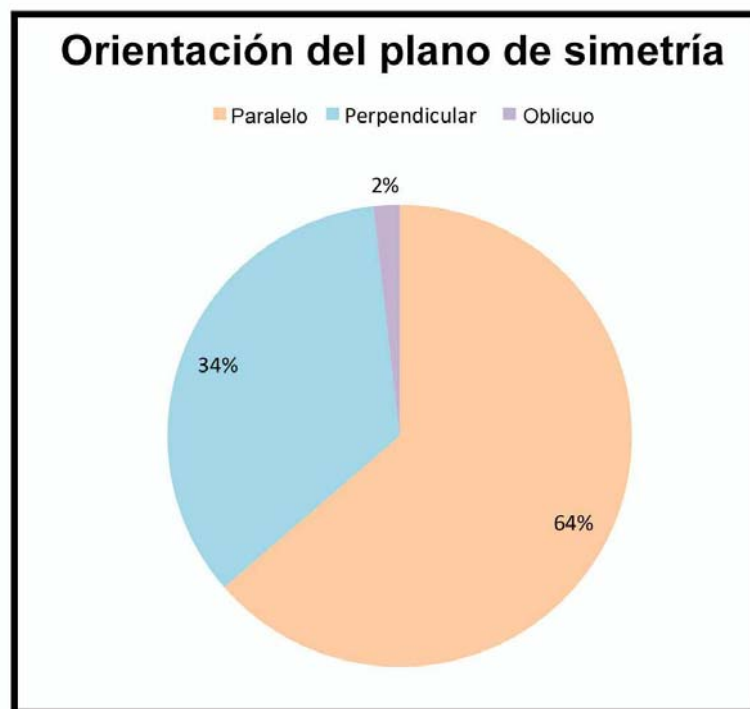
**Figura 3.11:** gráfico de torta mostrando los distintos porcentajes correspondientes a los **distintos grupos taxonómicos** presentes en las calizas litográficas del Miembro Los Catutos.



**Figura 3.12:** gráfico de torta mostrando los distintos porcentajes correspondientes al **estado general de preservación** de los restos de peces provenientes de las calizas litográficas del Miembro Los Catutos.



**Figura 3.13:** gráfico de torta mostrando los distintos porcentajes correspondientes al **grado de articulación** de los peces presentes en las calizas litográficas del Miembro Los Catutos.



**Figura 3.14:** gráfico de torta mostrando los distintos porcentajes relativos al **tipo de orientación del esqueleto axial** respecto del sustrato observado en los peces de las calizas litográficas del Miembro Los Catutos.



**Figura 3.15:** gráfico de torta mostrando los distintos porcentajes correspondientes a la **deformación** sufrida por los elementos del esqueleto axial (columna vertebral) observado en los peces presentes en las calizas litográficas del Miembro Los Catutos.





**Figura 3.16:** fotografías que ilustran algunos de los distintos parámetros tafonómicos analizados en los peces estudiados en esta tesis [arqueamiento de la columna vertebral, grado de articulación, orientación del plano de simetría y preservación de las escamas]. **A-** cf. “pholidophoridae” (MOZ-Pv 3724): ejemplar parcialmente articulado con columna vertebral recta, escamas articuladas y preservadas *in situ*, plano de simetría paralelo al sustrato; **B-** *Belonostomus* nov. sp. B (MOZ-Pv 1769b): ejemplar parcialmente articulado con columna vertebral arqueada, escamas desarticuladas pero asociadas y plano de simetría perpendicular al sustrato; **C-** *Belonostomus* nov. sp. B (MOZ-Pv 3642): ejemplar parcialmente articulado con columna vertebral arqueada en S, escamas desarticuladas y asociadas, plano de simetría perpendicular al sustrato. La flecha indica el sector anterior.

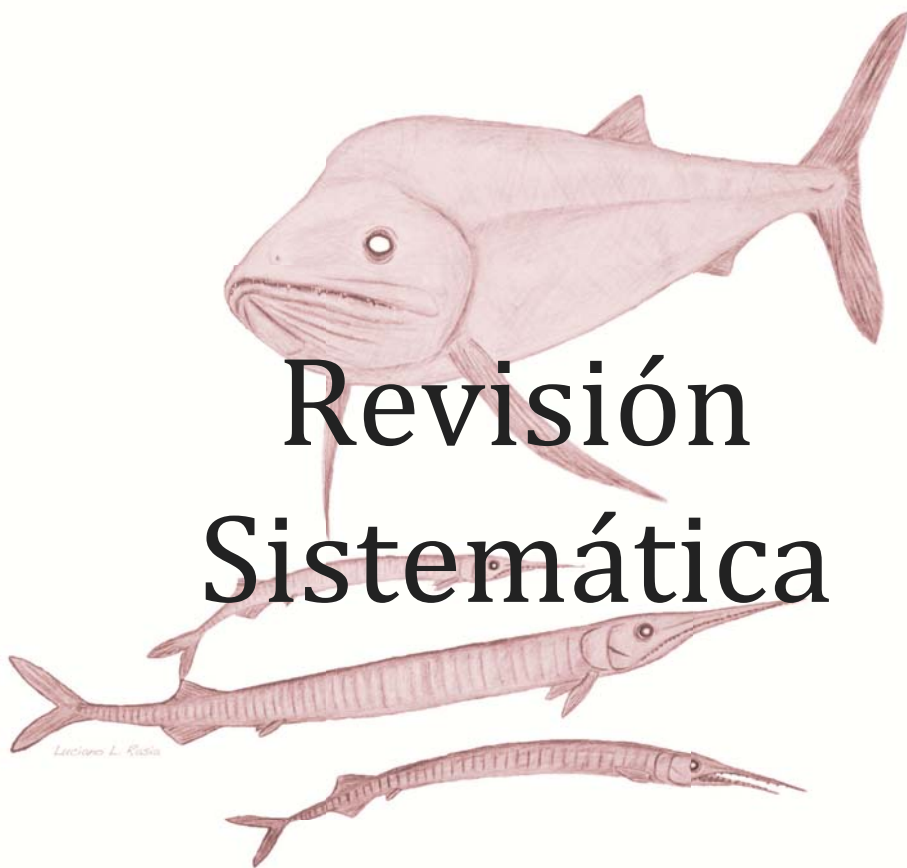


---

## Capítulo 4

---

# Revisión Sistemática



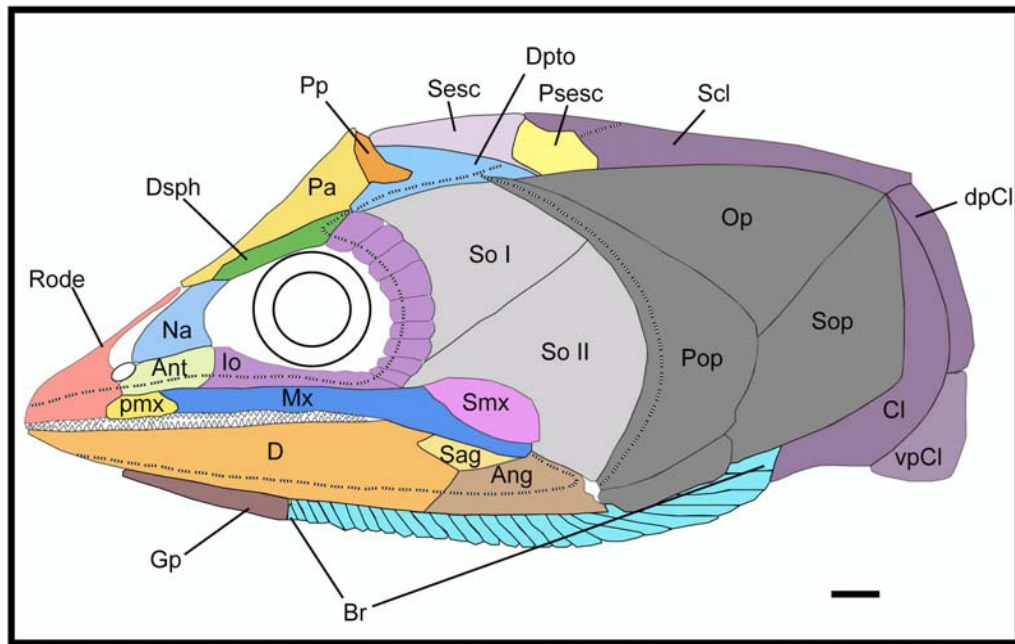


**Figura 4.1:** lámina ilustrando los distintos tipos morfológicos de los peces Pachycormiformes. **A-** *Asthenocormus titanius* (JM-SOS 542a): forma nadadora y filtradora (edéntula), **B-** *Pseudoasthenocormus retrodorsalis* (BSP 1956 I 361): forma nadadora y depredadora aunque de dientes más bien pequeños, **C-** *Orthocomus cormutus* (JM-SOS 3571): forma nadadora de mar abierto, mediana, depredadora con dientes poderosos, **D-** *O. teyleri* (T. 14836): forma nadadora mediana, depredadora con dientes poderosos, **E-** *Hypsocormus insignis* (BSP. AS. V 4a): forma nadadora mediana, depredadora con dientes poderosos. Escala: 50mm.

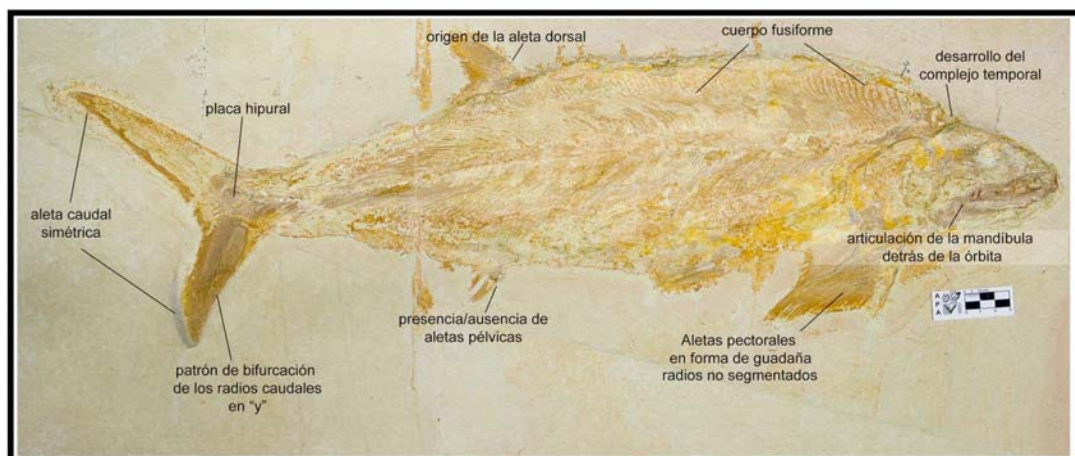


**Figura 4.2:** *Pachycormus macropterus* (Blainville, 1818), especie tipo del orden Pachycormiformes. **A-** Espécimen examinado: ejemplar completo (MBf. 12215) **B-** Vista ventral del cráneo de otro espécimen examinado (MBf. 1477).

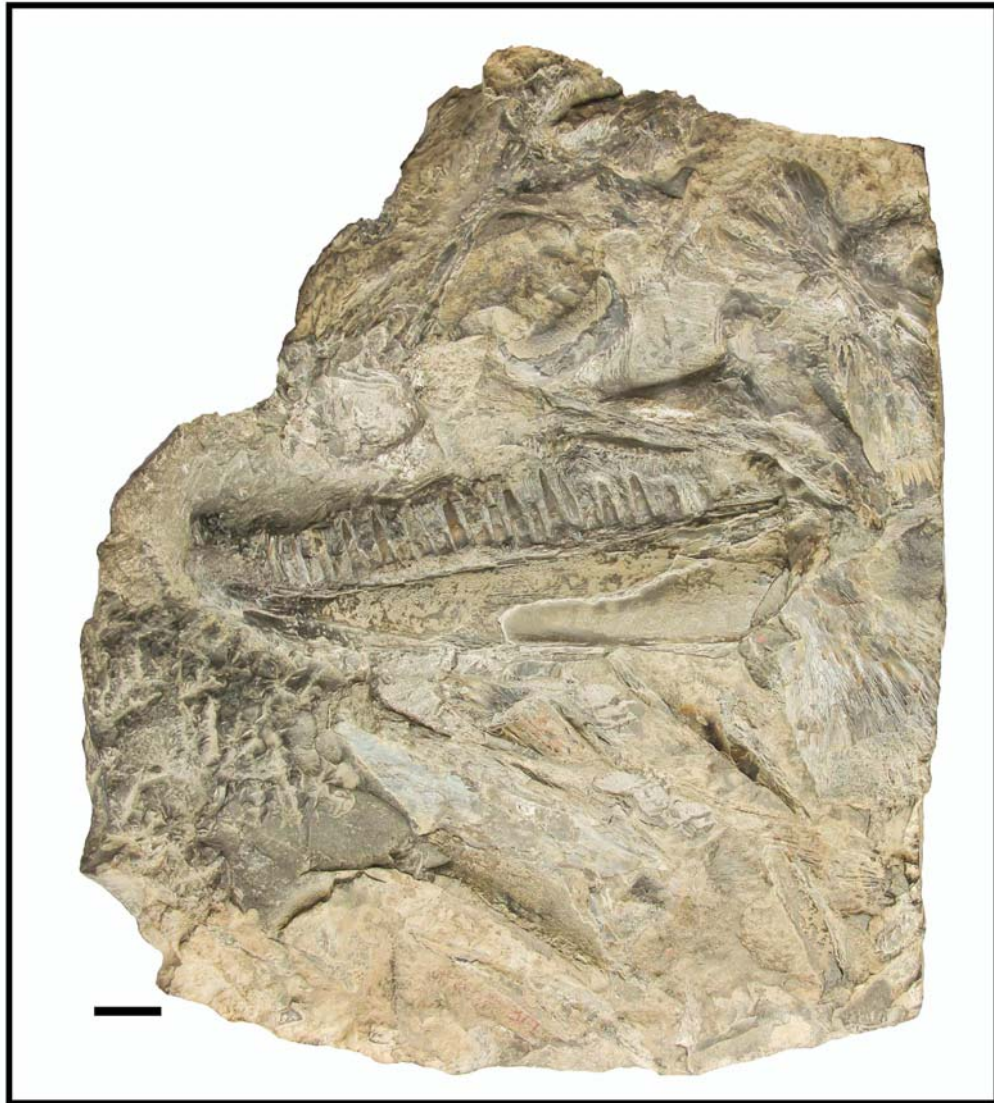




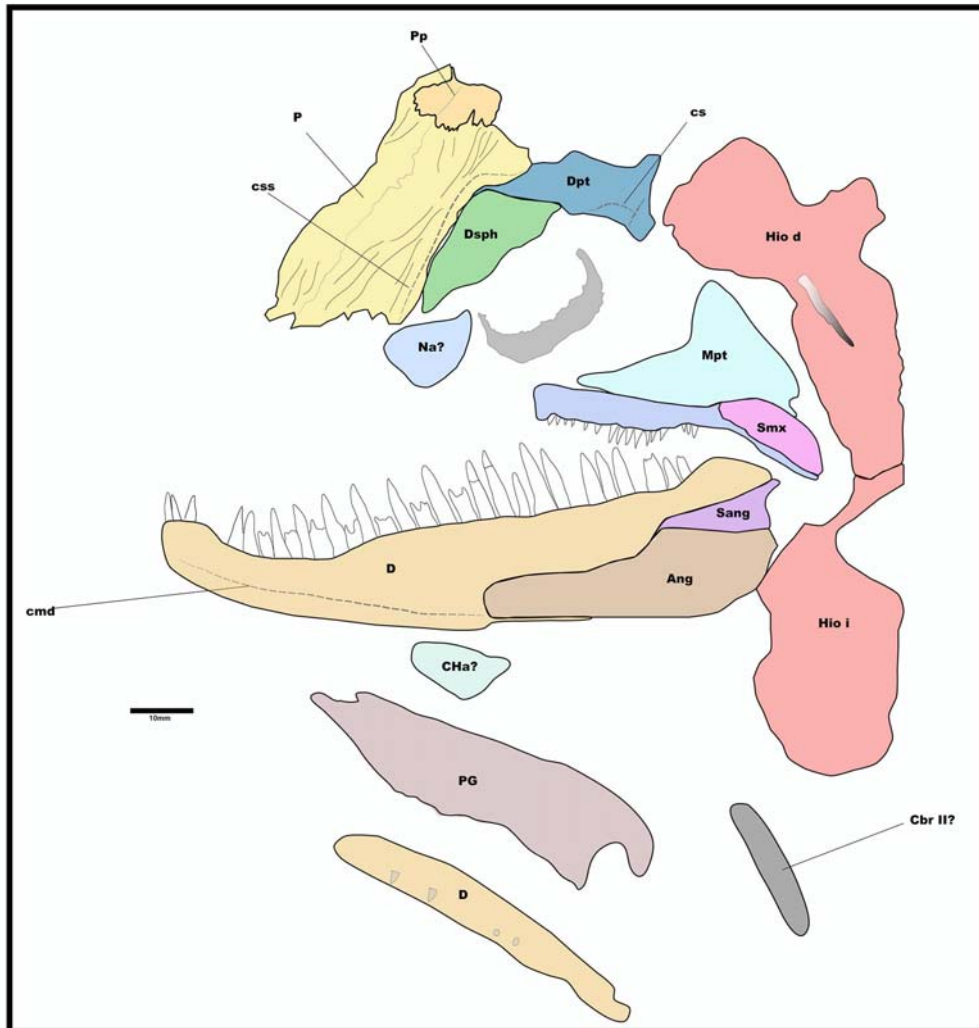
**Figura 4.3:** primera reconstrucción del cráneo de *Pachycormus macropterus* (Blainville, 1818) hecha por Woodward (1908) y reproducida por varios autores. Tomado y modificado de Lehman (1949). Abreviaturas: **Rode**, rostrodermoetmoides; **Dsph**, dermoesfenótico; **Pa**, parietal (frontal); **Pp**, postparietal (parietal); **Dpto**, dermopterótico; **Sesc**, supraescapular; **Psesc**, postsupraescapular; **Scl**, supracleitro; **DpCl**, postcleitro dorsal; **vpCl**, postcleitro ventral; **Cl**, cleitro; **Sop**, subopérculo; **Op**, opérculo; **Pop**, preopérculo; **So I** y **II**, suborbitales; **Smx**, supramaxilar; **Mx**, maxilar; **pmx**, premaxilar; **Ant**, anteorbital; **Na**, nasal; **Io**, infraorbital; **Sag**, suprangular; **Ang**, angular; **D**, dentario; **Gp**, placa gular; **Br**, branquiostegos. Escala=10mm.



**Figura 4.4:** caracterización general de un representante típico del orden Pachycormiformes. (*Hypsocormus insignis* SMNS 56650).



**Figura 4.5:** holotipo de *Notodectes argentinus* Dolgopol de Saez, 1949. MLP 48-1-1-1. Escala=10 mm.



**Figura 4.6:** esquema interpretativo de la fotografía del holotipo de *Notodectes argentinus* Dolgopol de Saez 1949. **A-** Fotografía del material tipo, **B-** Esquema de interpretación. Escala=10mm. Abreviaturas: **Pp**, postparietal; **Dpt**, dermopterótico; **P**, parietal; **css**, canal sensorial supraorbitario; **Dsph**, dermoesfenótico; **cs**, canal sensorial; **Hiod**, hiomandibular derecho; **Hioi**, hiomandibular izquierdo; **Na?**, nasal?; **Mpt**, metapteriogoides; **Smx**, supramaxilar; **D**, dentario; **Sang**, surangular; **Ang**, angular; **Cha?**, ceratohial anterior?; **PG**, placa gular; **CbrII?**, ceratobranquial II?; **cmd**, canal sensorial mandibular.

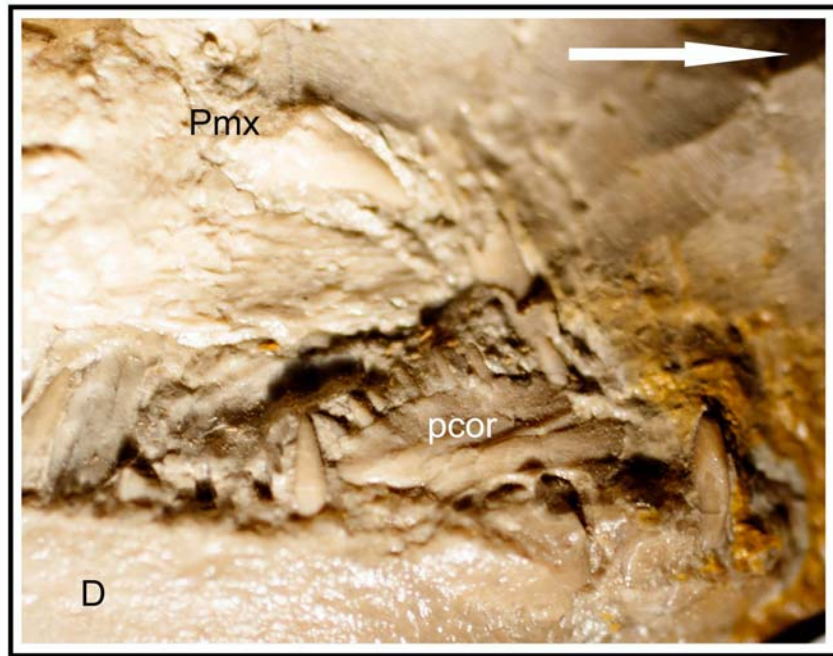


**Figura 4.7:** holotipo de *Notodectes argentinus* Dolgopol de Saez 1949. Detalle de los dientes maxilares, nótese el extremo distal del diente más oscuro (acrodina) y las delicadas estrías en la superficie del diente. Imagen no a escala.





**Figura 4.8:** cráneos de distintos paquicórmidos para mostrar la diferencia en la morfología dentaria, morfología del dentario, extensión del rostro. **A-** *Notodectes argentinus*, **B-** *Pachycormus macropterus* (MBf. 12215)-imagen invertida, **C-** *Orthocormus teyleri* (T. 14836), **D-** *Hypsocormus insignis* (JM SOS 539a).

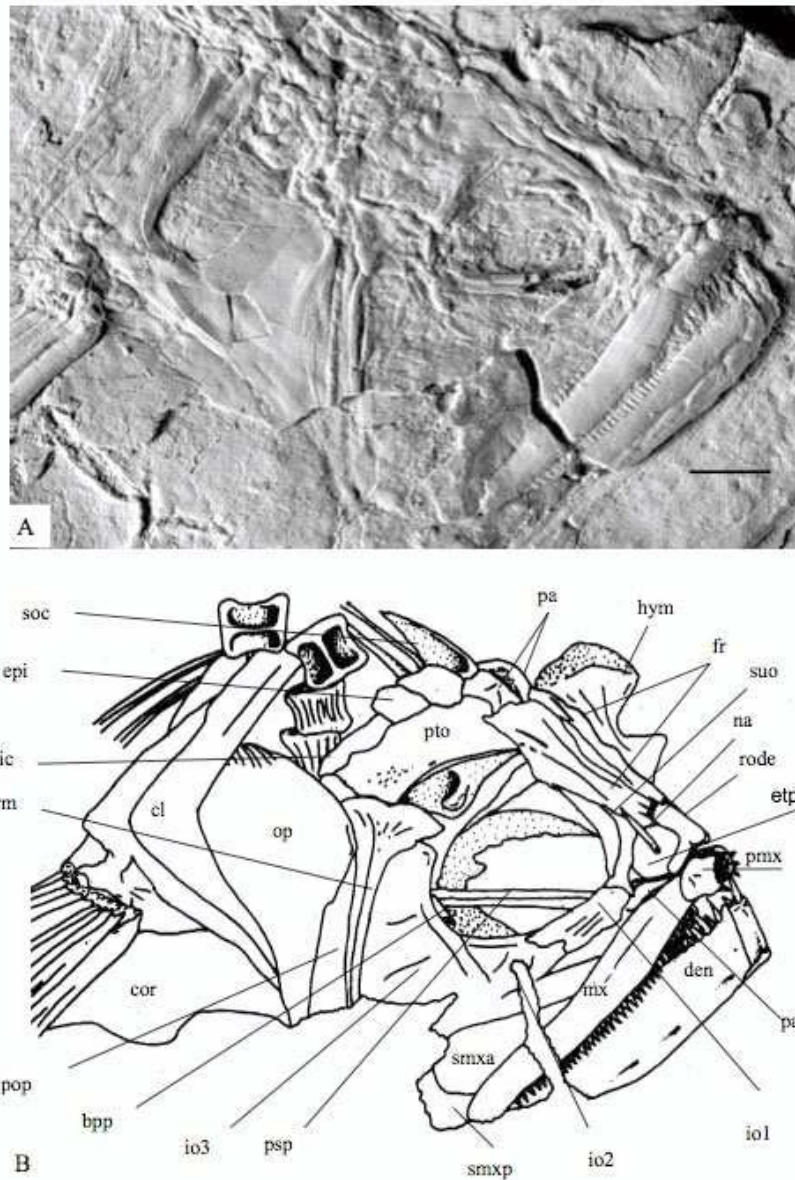


**Figura 4.9:** *Hypsocormus insignis* (JM SOS 3554). Detalle de la mandíbula inferior donde se observa la presencia de una placa coronoidea globosa con al menos 8 dientes. **pcor**, placa coronoidea; **D**, dentario; **Pmx**, premaxilar. Escala=10mm. La flecha indica el sector anterior.

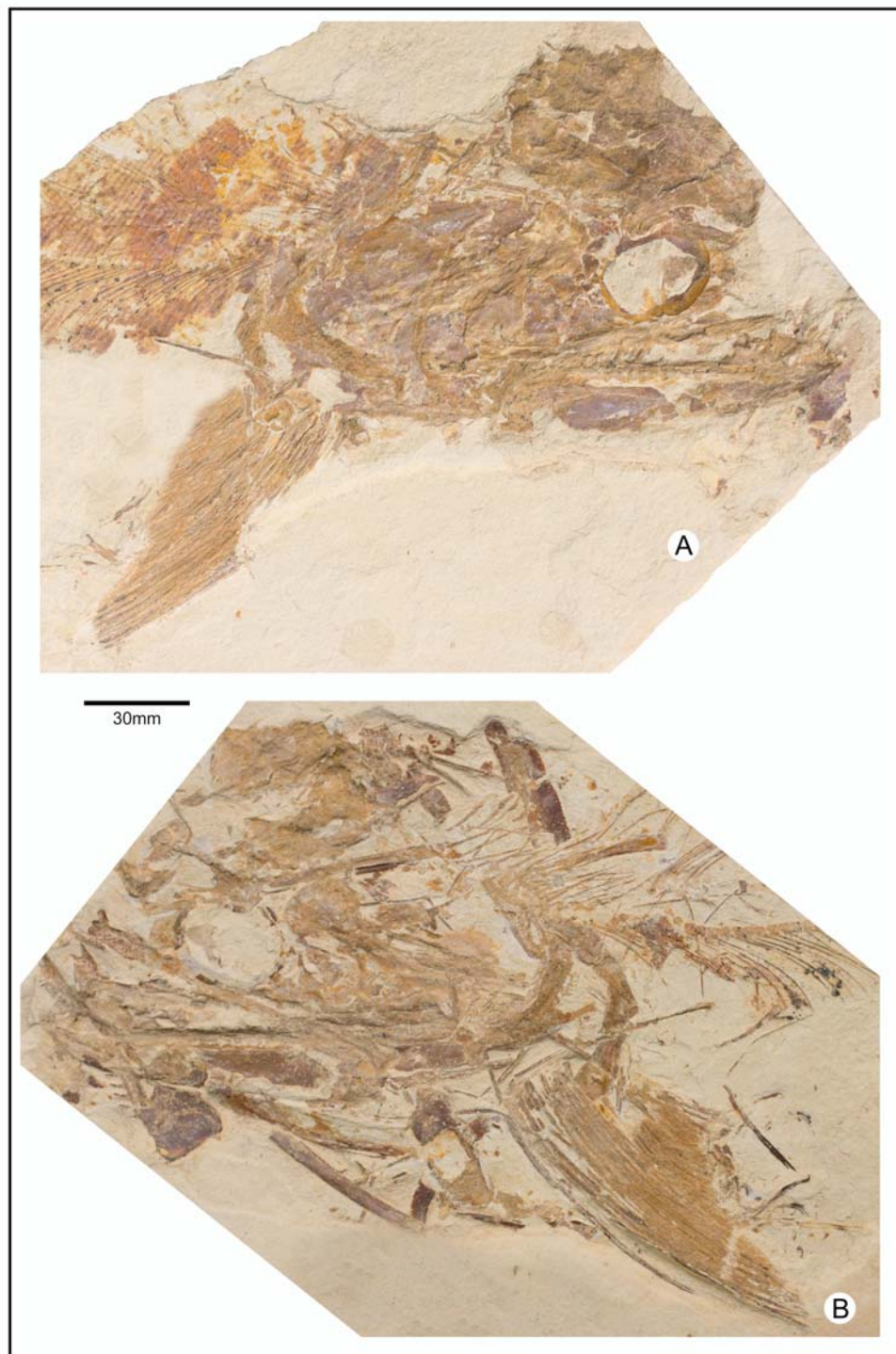


**Figura 4.10:** holotipo de *Notodectes argentinus* Dolgopol de Saez 1949. **Hio**, hiomandibular; **prop**, proceso opercular del hiomandibular; **VII** foramen para el paso de una rama del nervio facial; **mpt**, metapterigoides; **V**, muesca para el paso de la rama mandibular del nervio trigémino; **Smx**, supramaxilar; **Mx**, maxilar; **sclr**, anillo esclerótico; **P**, parietal. Escala=10mm. La flecha indica el sector anterior.



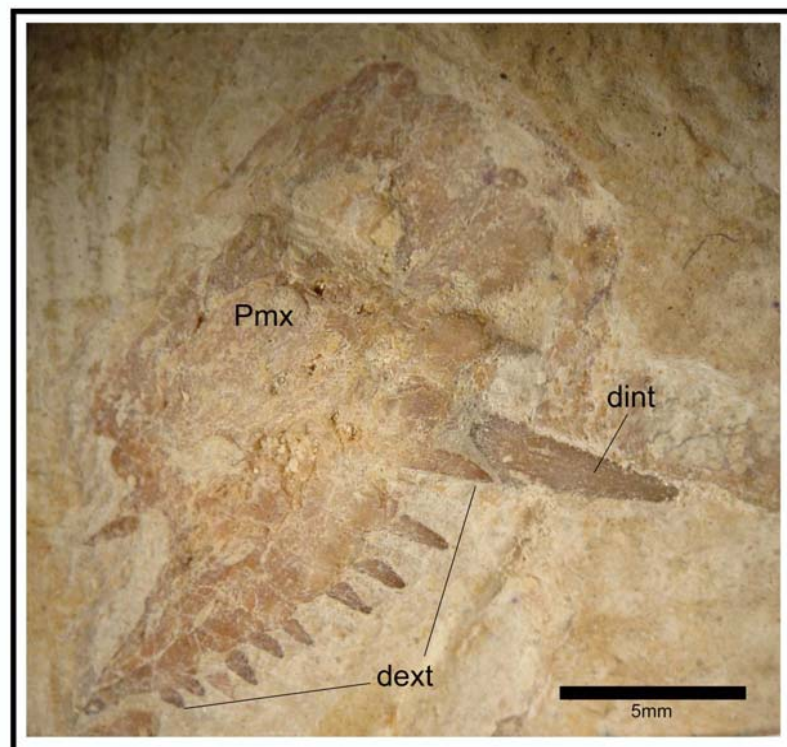


**Figura 4.11:** Ichthyodectiformes especie A (CT 746). **A-** Detalle de la cabeza del pez. **B-** Reconstrucción del ejemplar fotografiado en A. Tomado de Alvarado-Ortega (2005). Escala=10 mm. Abreviaturas: **pmx**, premaxilar; **mx**, maxilar; **smxa**, supramaxilar anterior; **smxp**, supramaxilar posterior; **io2**, infraorbital 2; **io1**, infraorbital1; **den**, dentario; **pal**, palatino; **rode**, rostrodermoetmoides; **na**, nasal; **suo**, supraorbital; **fr**, frontal (=parietal nueva terminología); **hym**, hiomandibular; **pa**, parietal (=postparietales nueva terminología); **soc**, supraoccipital; **epi**, epiótico; **pto**, pterótico; **op**, opérculo; **cl**, cleitro; **ic**, intercalar; **cor**, coracoides; **pop**, preopérculo; **bpp**, basipterigoides; **psp**, paraesfenoides.

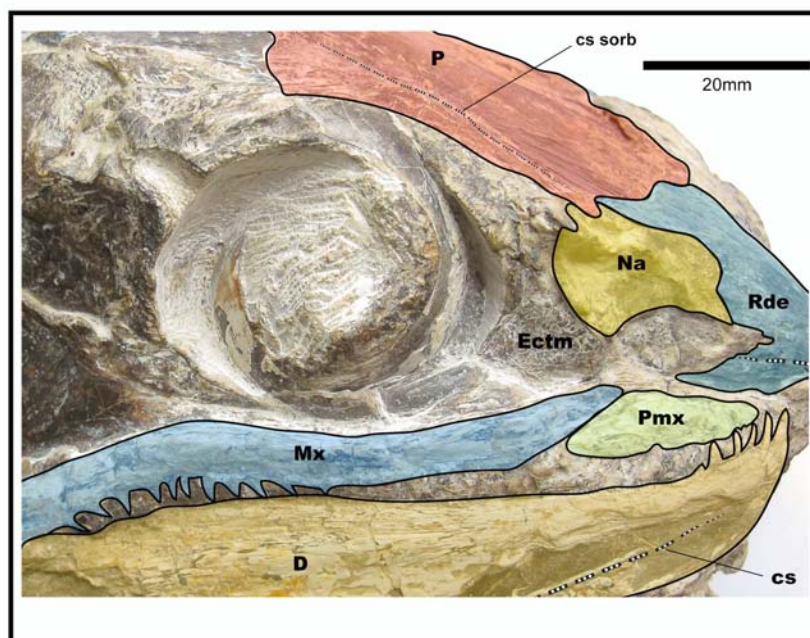


**Figura 4.12:** holotipo de Pachycormiformes gen. et sp. nov. A [MOZ-Pv 1160 a+b].

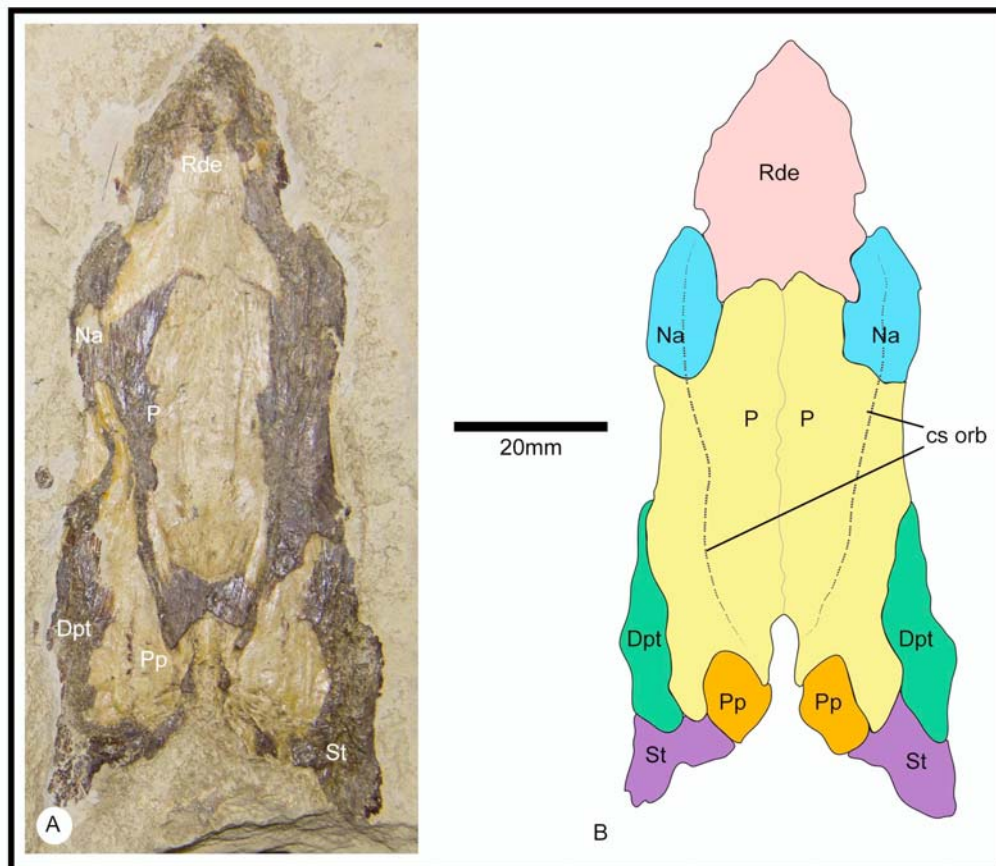




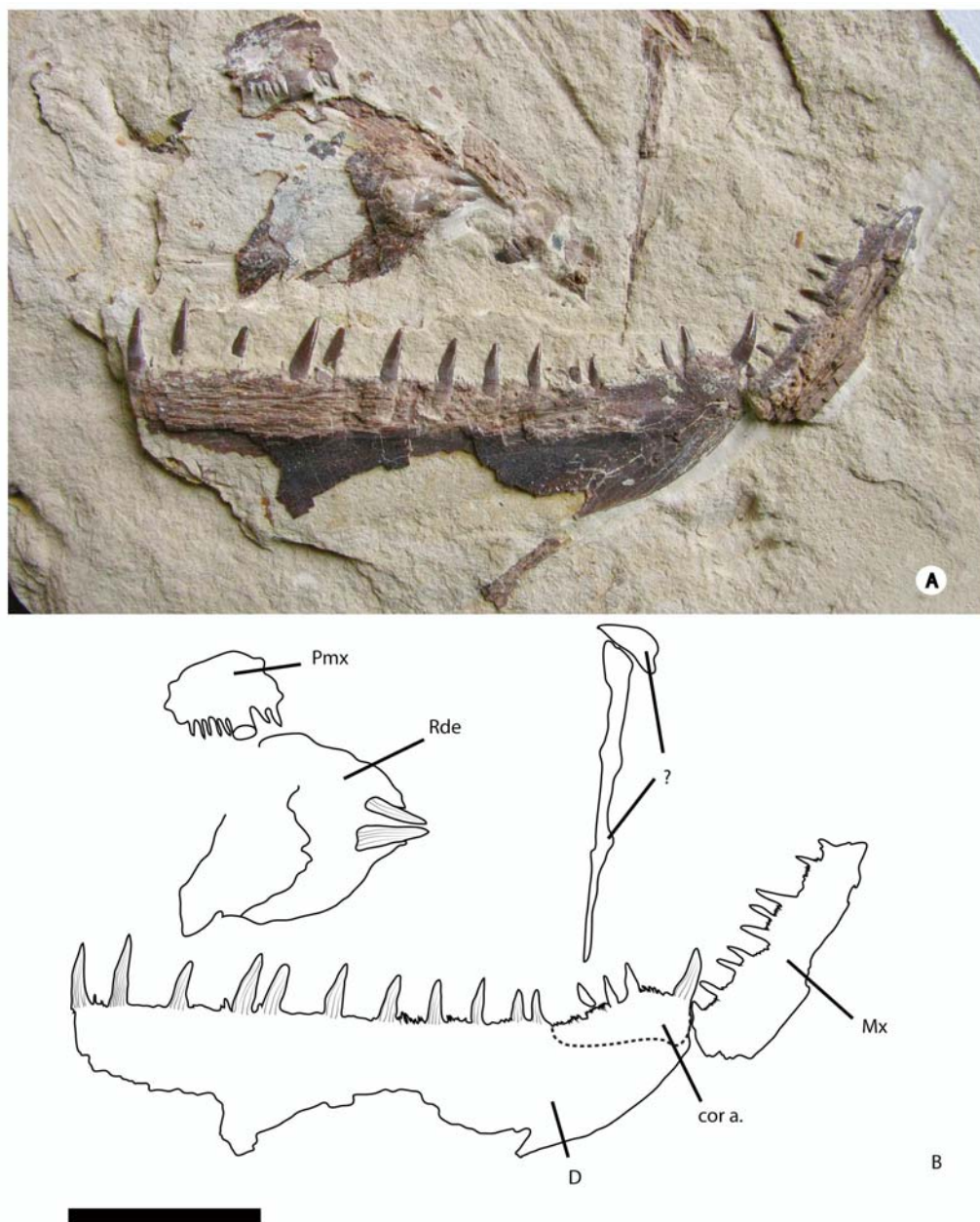
**Figura 4.13:** fotografía de detalle del premaxilar de Pachycormiformes gen. et sp. nov. A (MOZ-Pv 1160b). Abreviaturas: **Pmx**, premaxilar; **dext**, serie externa de dientes (cónicos y estriados); **dint**, diente interno (ornamentado con fuertes estrías).



**Figura 4.14:** Pachycormiformes gen. et sp. nov. A (MOZ-Pv 3081a) fotografía y esquema de los huesos del sector anterior del cráneo para mostrar la posición del maxilar en relación al premaxilar. Abreviaturas: **P**, parietal; **Rde**, rostrodermoetmoides; **Na**, nasal; **Ectm**, ectectmoides; **Pmx**, premaxilar; **D**, dentario; **cs**, canal sensorial mandibular; **cs sorb**, canal sensorial supraorbitario.

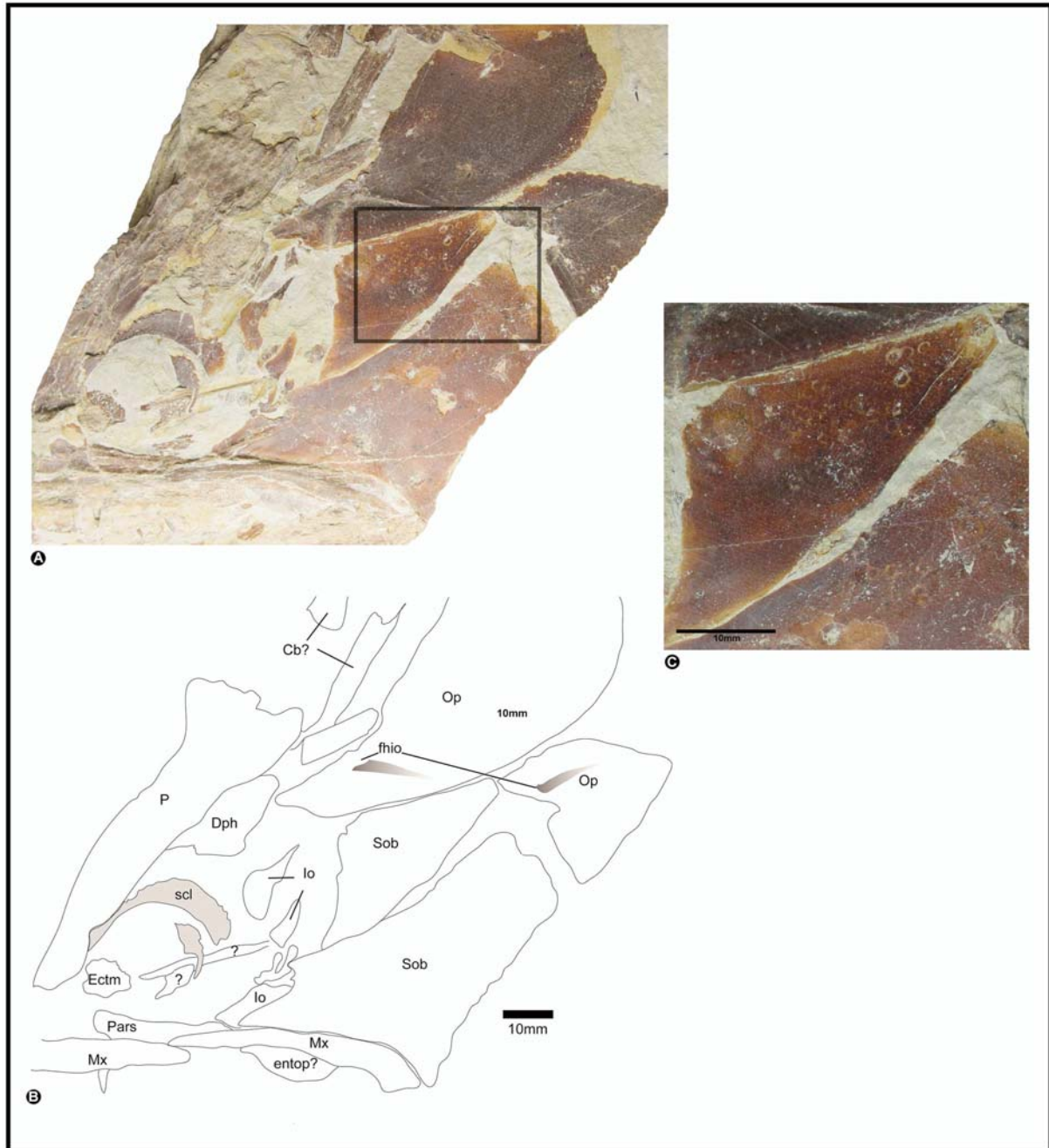


**Figura 4.15:** vista dorsal del cráneo de Pachycormiformes gen. et sp. nov. A (MOZ-Pv 1767). A- fotografía; B- interpretación. Abreviaturas: **Rde**, rostrodermoetmoides; **Na**, nasal; **P**, Parietal; **Dpt**, dermopterótico; **Pp**, postparietal; **St**, supratemporal; **cs orb**, canal sensorial supraorbitario.



**Figura 4.16:** Pachycormiformes gen. et sp. nov. A (MOZ-Pv 3071), fragmentos mandibulares. **A**-Fotografía del material, **B**- Esquema interpretativo de la figura A. Abreviaturas: **Pmx**, premaxilar; **Rde**, Rostrodermoetmoides (nótese los dos grandes colmillos dirigidos hacia fuera y atrás de la mandíbula superior); **D**, dentario; **cor a.**, placa coronoidea anterior; **mx**, maxilar desplazado de su posición original; **?**, posiblemente representes epibranchiales o ceratobranquiales. Escala=20mm.

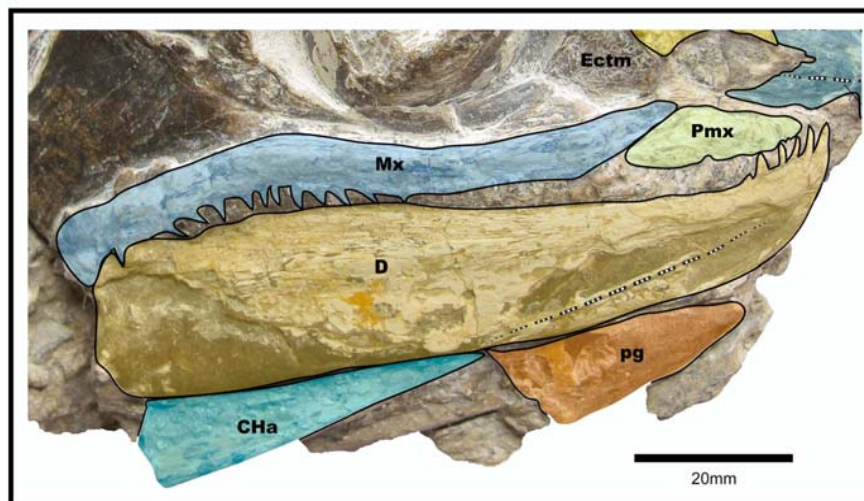




**Figura 4.17:** Pachycormiformes gen. et sp. nov. A (MOZ-Pv 4077). **A-** Fotografía del ejemplar, **B-** Interpretación y reconstrucción de los huesos observados en A, **C-** Detalle del subopérculo (véase recuadro en A) para mostrar el patrón de coloración de los huesos. Abreviaturas: **P**, parietal; **Dph**, dermoesfenótico; **Cb?**, ceratobranquial?; **Op**, opérculo; **fhio**, foseta de articulación para el proceso opercular del hiomandibular; **Sob**, suborbital; **Io**, infraorbital; **Pars**, paraesfenoides; **Mx**, maxilar; **entop?**, entopterigoides?; **Ectm**, ectetmoides; **scl**, anillo esclerótico.

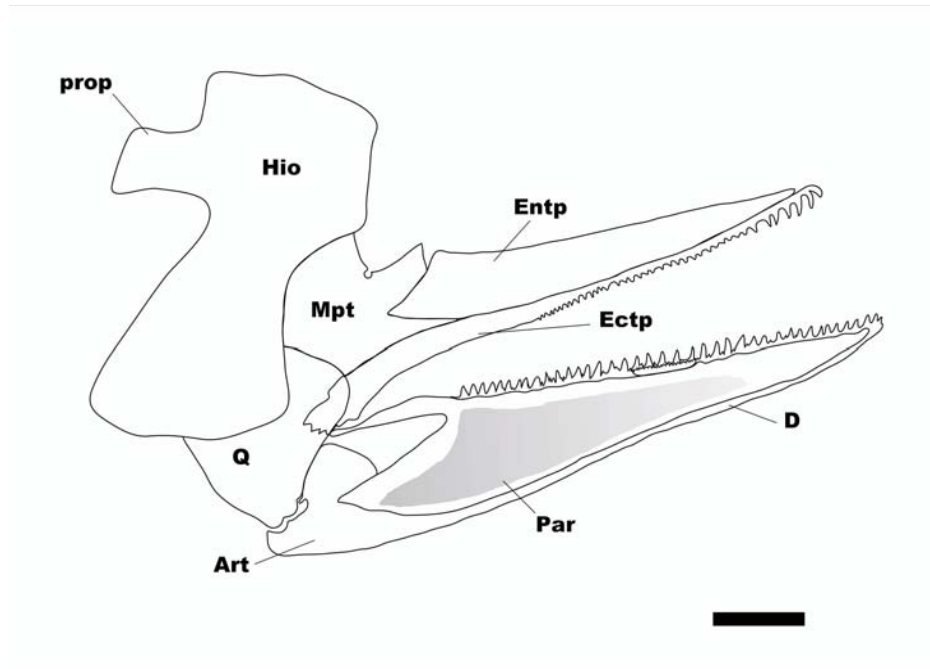


**Figura 4.18:** *Caturus pachyurus* (JM SOS 4302). Fotografía del cráneo para comparación con paucicórmidos. Abreviaturas: **D**, dentario; **Ang**, angular; **San**, surangular; **Mx**, maxilar; **Smx**, supramaxilar; **q**, cuadrado; **sy**, simplético; **Sor**, suborbital; **Io**, infraorbital; **Pars**, paraesfenoides; **Pmx**, premaxilar; **Na**, nasal; **Op**, opérculo; **Sop**, subopérculo; **Iop?**, interopérculo; **Pop**, preopérculo; **Pt**, posttemporal; **St**, supratemporal.

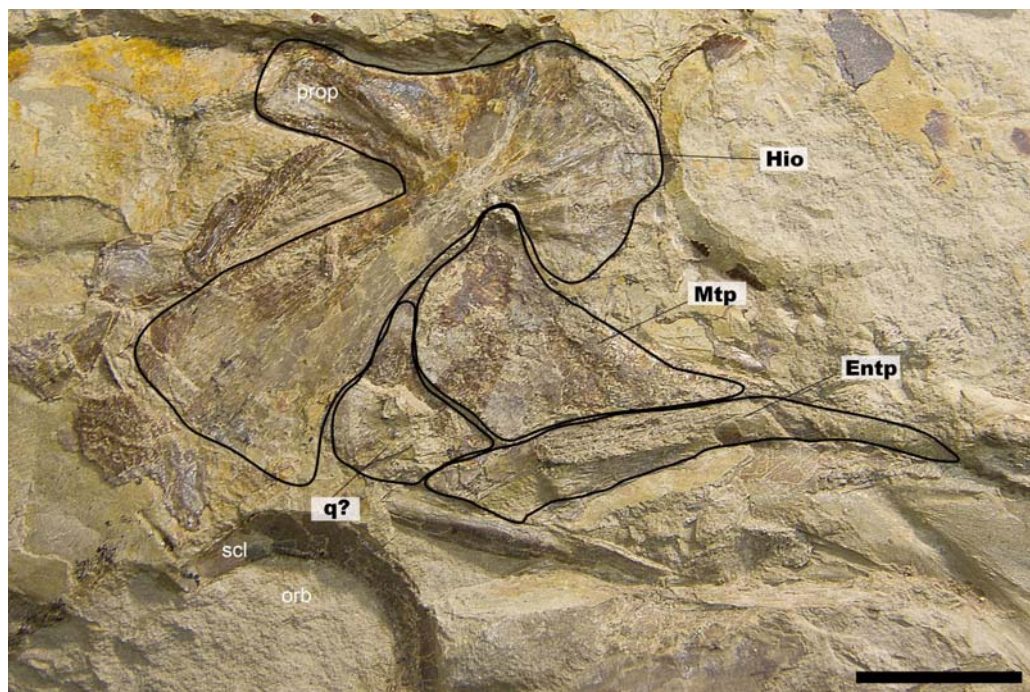


**Figura 4.19:** Pachycormidae gen. et sp. nov. A (MOZ-Pv 3081a). Detalle de las mandíbulas. Abreviaturas: **D**, dentario; **pg**, placa gular; **CHa**, Ceratothial anterior; **Pmx**, premaxilar; **Mx**, maxilar.

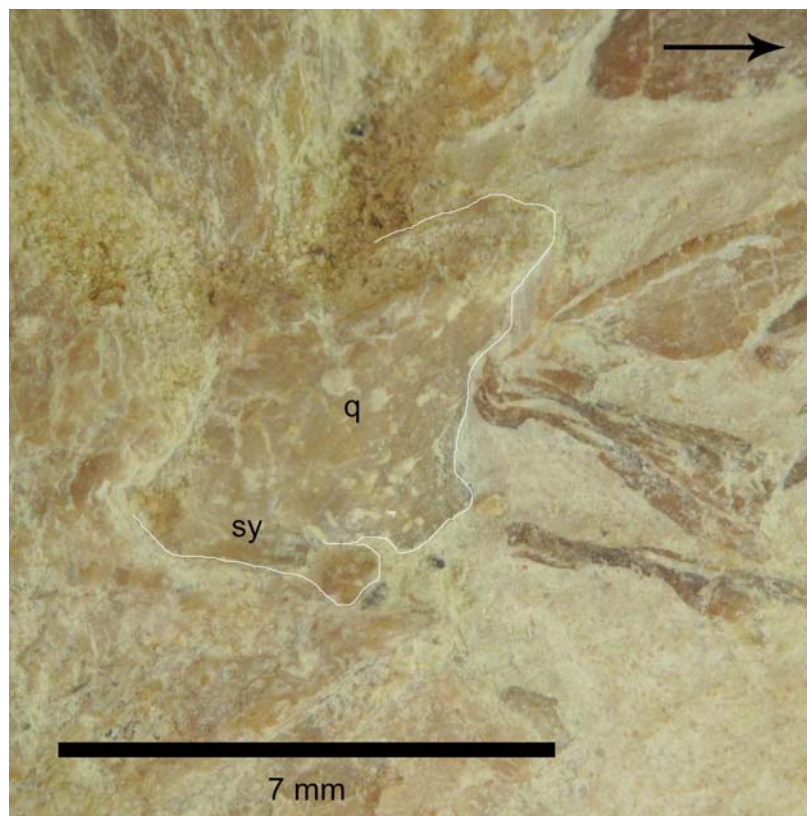




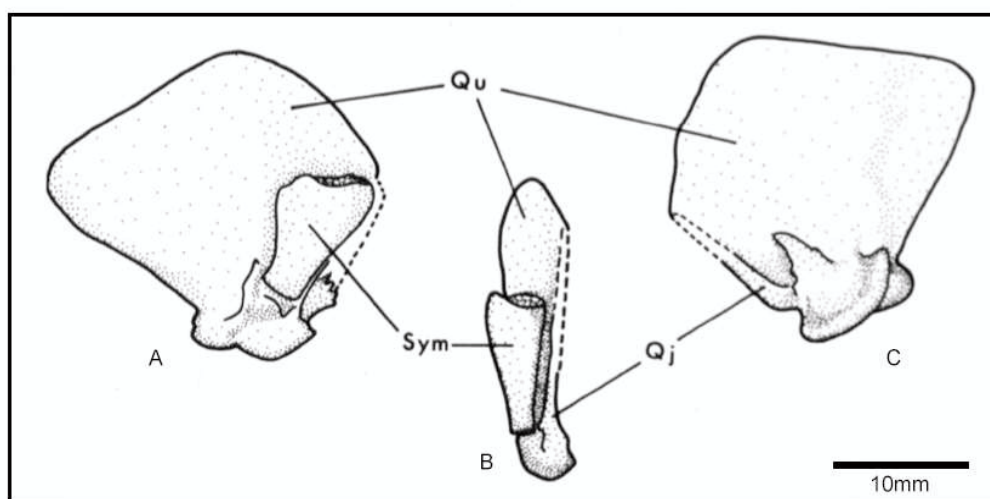
**Figura 4.20:** *Pachycormus macropterus* (P24410). Reconstrucción del suspensorio en vista medial. Abreviaturas: **Hio**, hiomandibular; **prop**, proceso opercular del hiomandibular; **Mpt**, metapterigoides; **Q**, cuadrado; **Art**, articular; **Par**, prearticular; **D**, dentario; **Ectp**, ectopterigoides; **Entp**, entopterigoides. Escala=20mm. Modificado de Mainwaring (1978).



**Figura 4.21:** *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A (MOZ-Pv 1167a). Detalle del suspensorio. Abreviaturas: **Hio**, hiomandibular; **prop**, proceso opercular del hiomandibular; **Mtp**, metapterigoides; **Entp**, entopterigoides; **q?**, cuadrado?; **scl**, anillo esclerótico; **orb**, órbita. Escala=20mm.

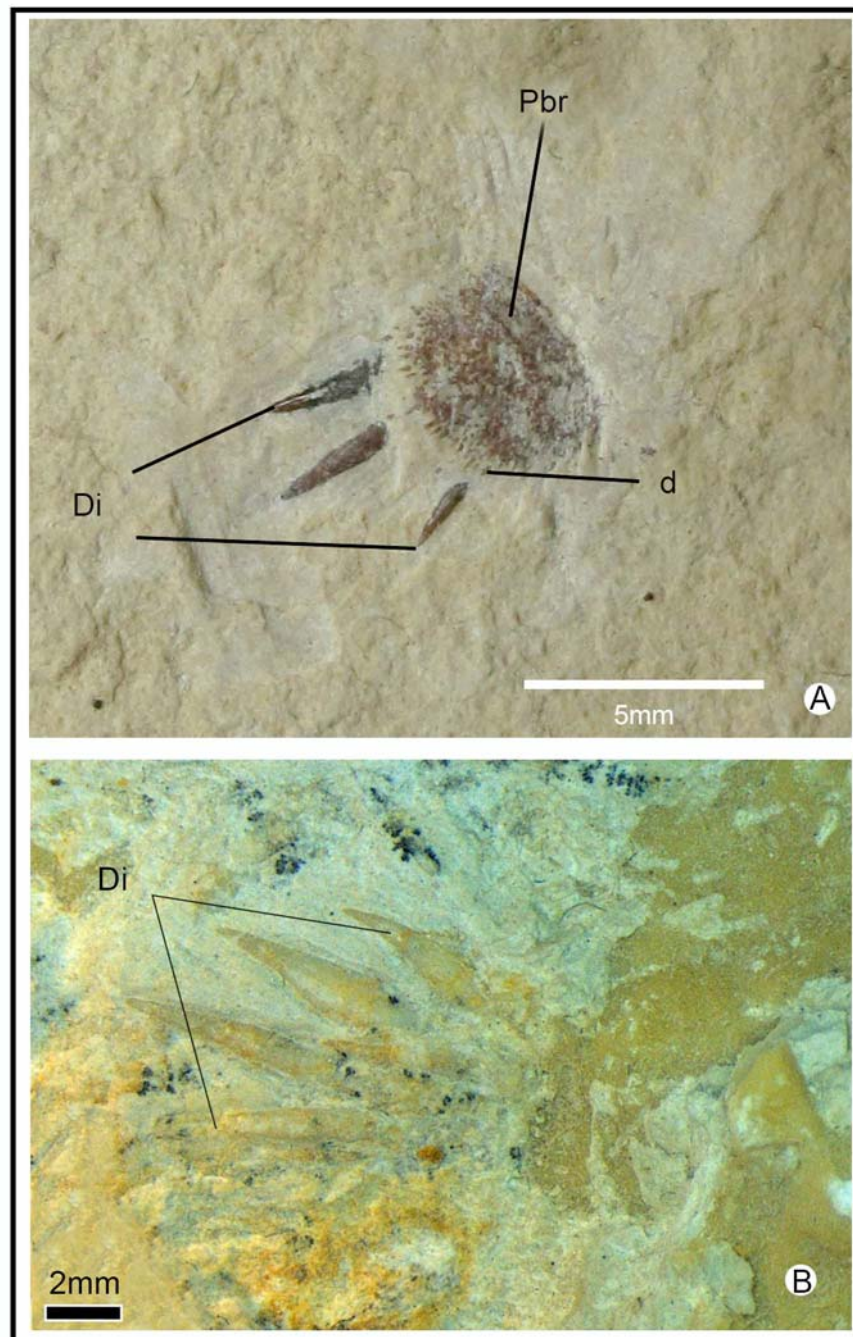


**Figura 4.22:** Pachycormiformes gen. et sp. nov. A (MOZ-Pv 1160a) detalle del cuadrado y simpléctico. Abreviaturas: **q**, cuadrado; **sy**, simpléctico. La flecha indica el sector anterior.

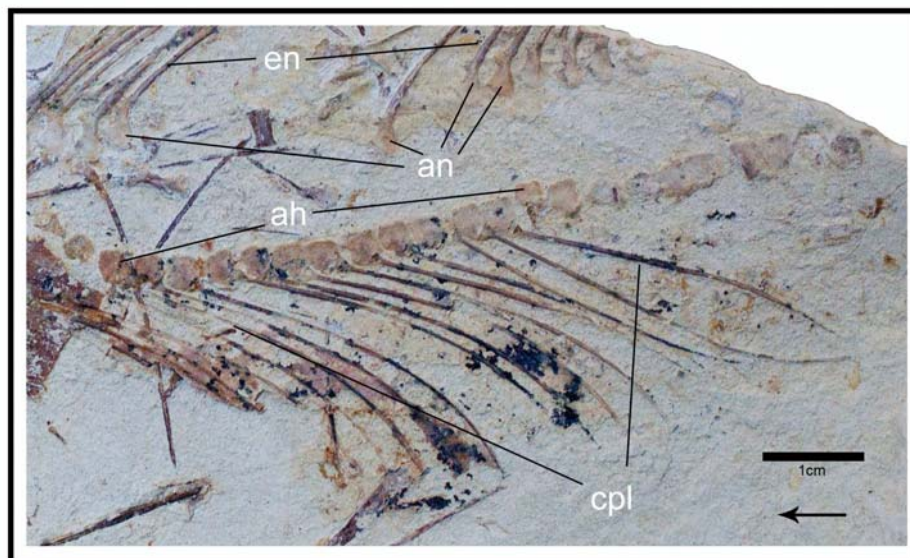


**Figura 4.23:** *Pachycormus macropterus* (P10146 y P32432). Reconstrucción del cuadrado, cuadradoyugal y simpléctico derechos en **A**-vista lateral, **B**-vista medial, **C**-vista posterior. Abreviaturas: **Qu**, cuadrado; **Sym**, simpléctico; **Qj**, cuadradoyugal. Modificado de Maiwaring (1978).

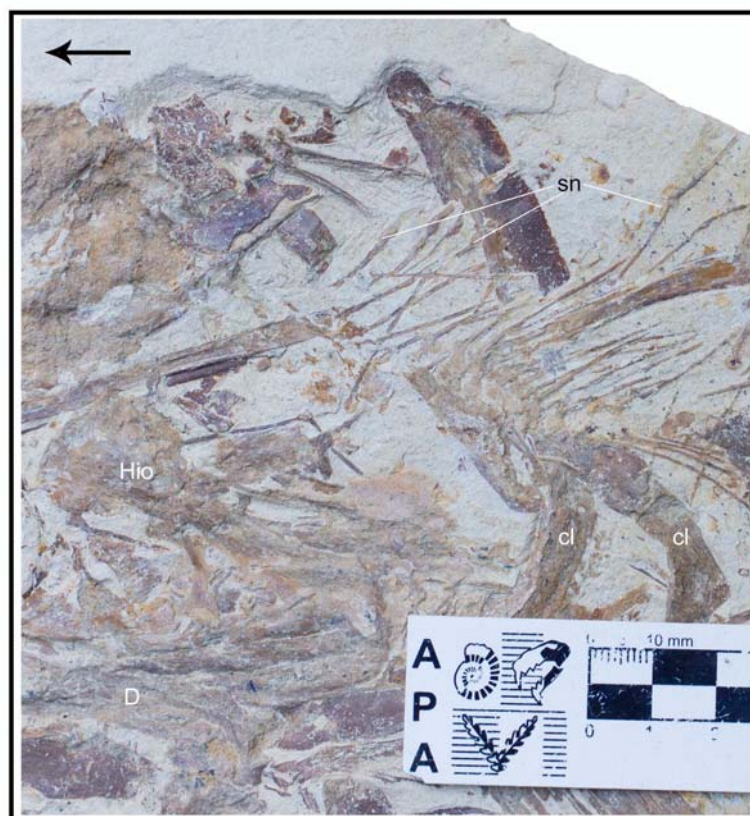




**Figura 4.24:** Detalle de placa dentaria branquial. **A-** *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. A. (MOZ-Pv 4077); **B-** *Asthenocormus titanius* (JM SOS s/n). Abreviaturas: **Pbr**, base de la placa branquial; **Di**, dientes principales; **d**, denticulos secundarios que cubren toda la superficie de la placa.

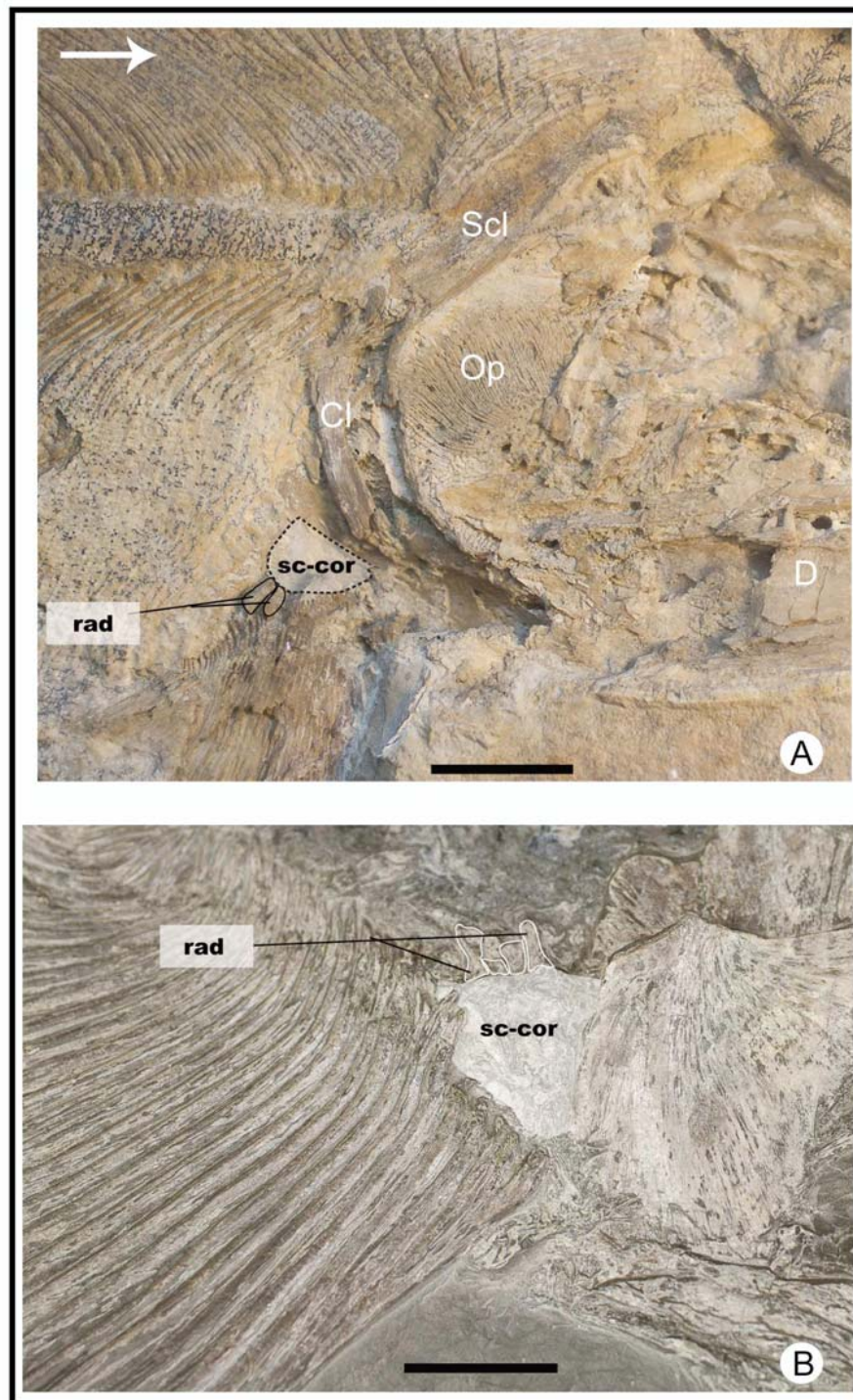


**Figura 4.25:** Pachycormiformes gen. et sp. nov. A (MOZ-Pv 1160a). Detalle del esqueleto axial, nótese la ausencia de centros vertebrales. Abreviaturas: **en**, espinas neurales; **an**, arcos neurales; **ah**, arcos hemales; **cpl**, costillas pleurales. La flecha indica el sector anterior.



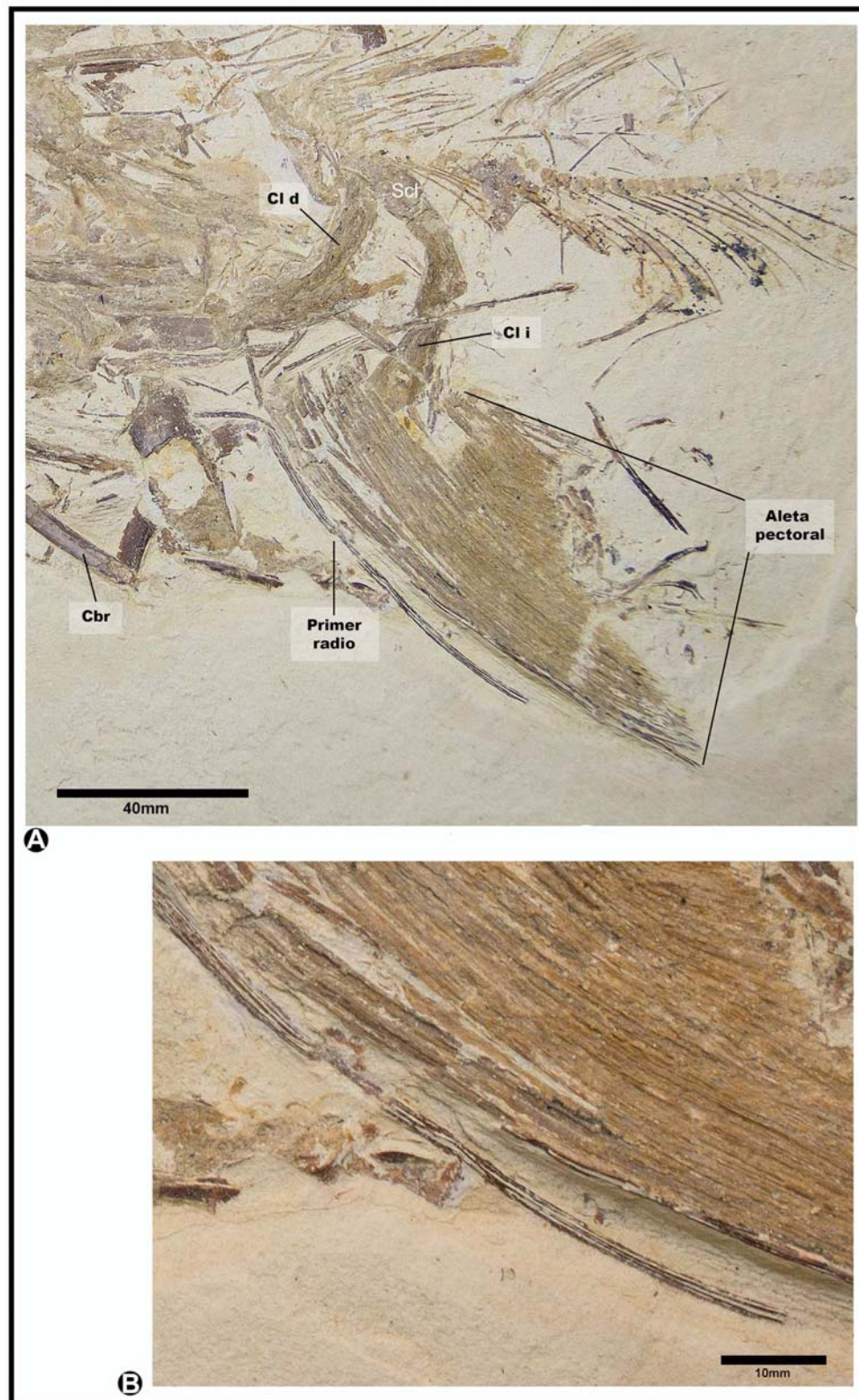
**Figura 4.26:** Pachycormiformes gen. et sp. nov. A (MOZ-Pv 1160a). Detalle de la parte anterior del pez mostrando los supraneurales. Abreviaturas: **sn**, supraneurales; **Hio**, hiomandibular; **D**, dentario; **cl**, cleitro. La flecha indica el sector anterior.





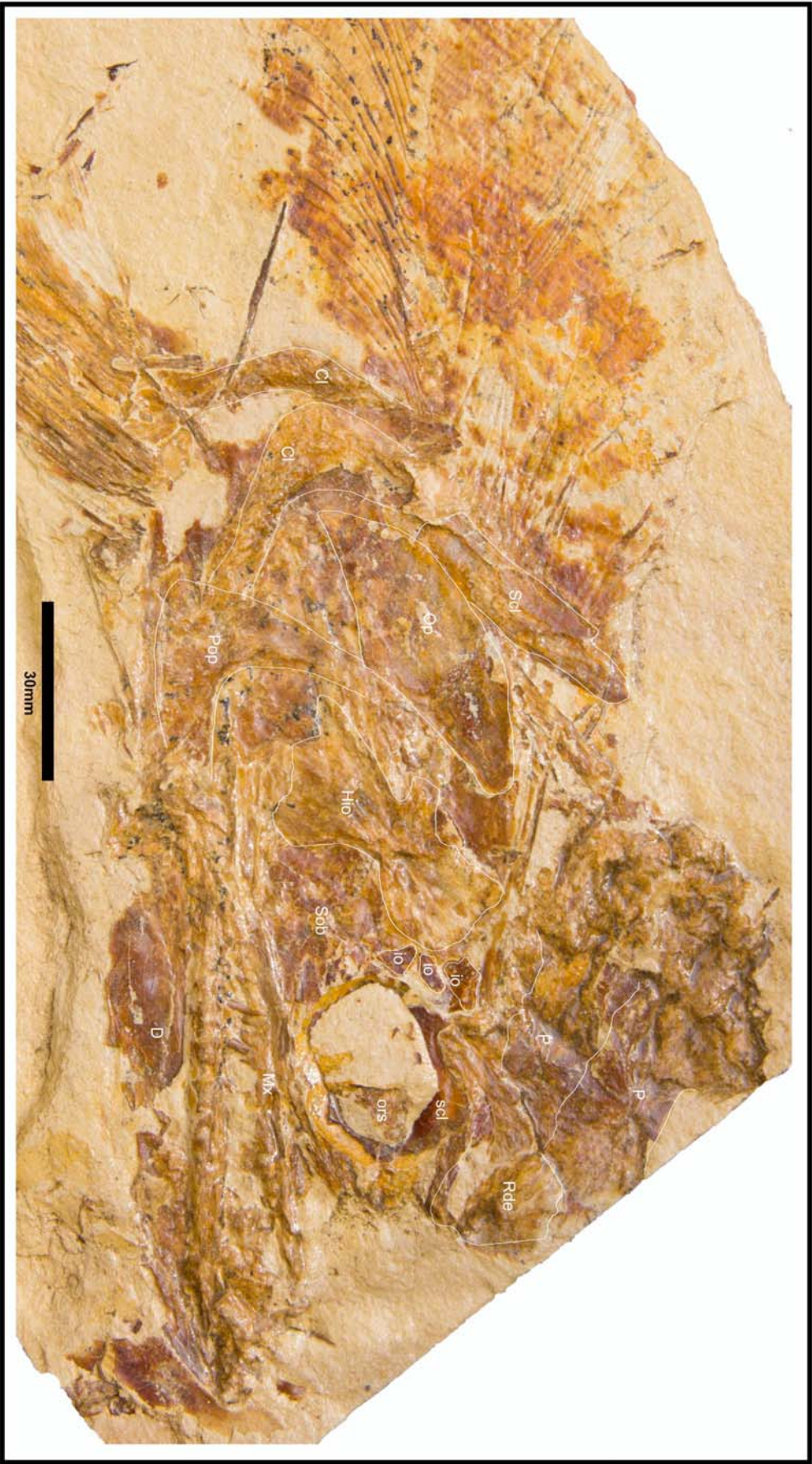
**Figura 4.27:** Cintura escapular de paucicórmidos. **A-** *Hypsocormus insignis* (holotipo) BSP.AS.V 4a. **B-** *Pachycormus* sp. SMNS 51199. Abreviaturas: **sc-cor**, escapulo-coracoides; **rad**, radiales. La flecha indica el sector anterior. Escala=20 mm.



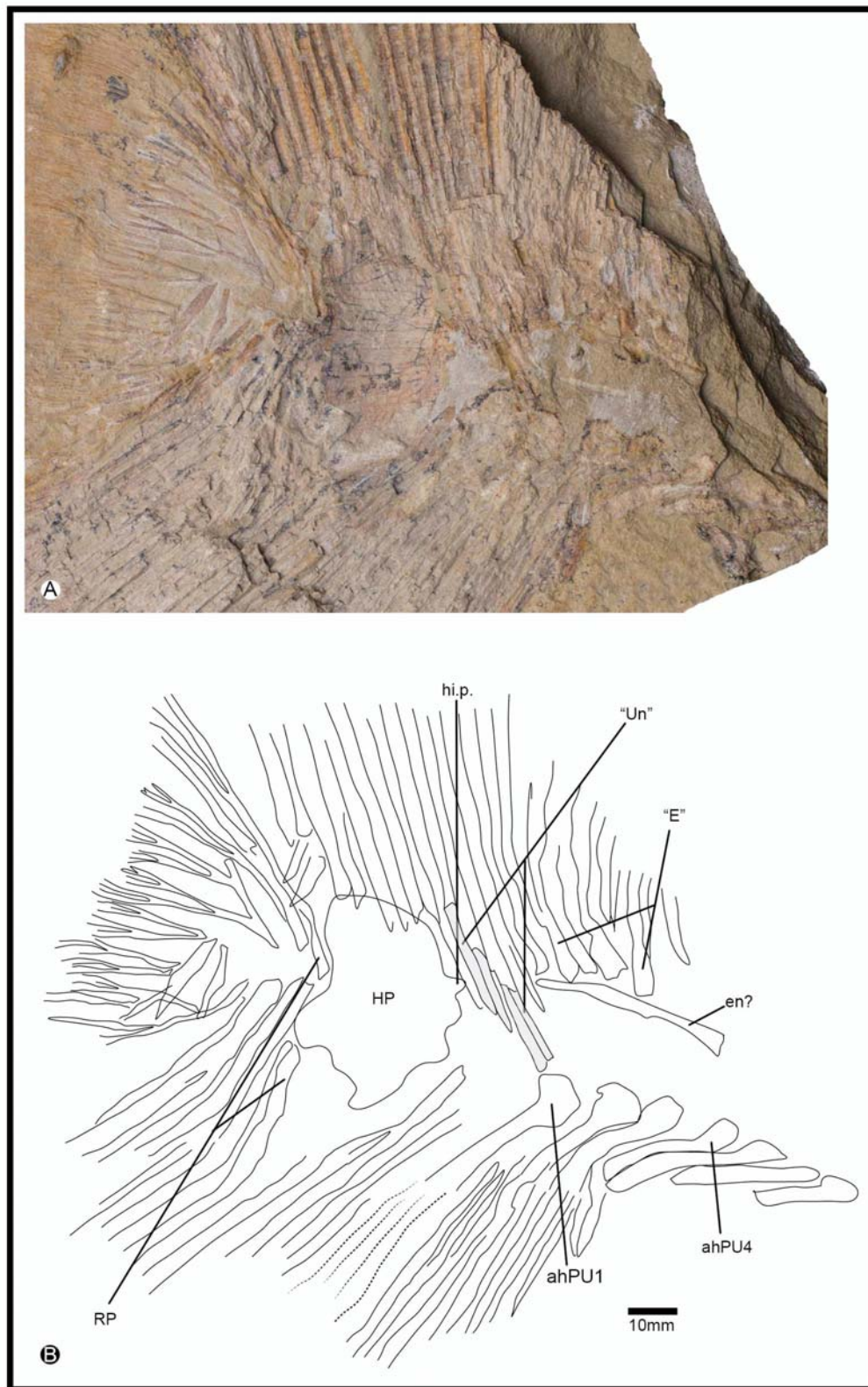


**Figura 4.28:** Pachycormiformes gen. et sp. nov. A (MOZ-Pv 1160a). **A-** Aleta pectoral y huesos de la cintura escapular, **B-** Detalle del primer radio para mostrar la ornamentación (estrías y costillas longitudinales). Abreviaturas: **Scl**, supracleitro; **Cld**, cleitro derecho; **Cli**, cleitro izquierdo; **Cbr**, ceratobranquial.





**Figura 4.29** Pachycormiiformes gen. et sp. nov. A (MOZ-Pv 1160b). Huesos del cráneo. Nótese además el patrón de coloración de las escamas. Abreviaturas: **Op**, opérculo; **Pop**, preopérculo; **Cl**, cleitro; **Scl**, supracleitro; **Sob**, suborbital; **Hio**, hiomandibular; **Mx**, maxilar; **D**, dentario; **ors**, orbitoesfenooides; **Rde**, rostrodermoetmoides; **io**, infraorbital; **P**, parietal.

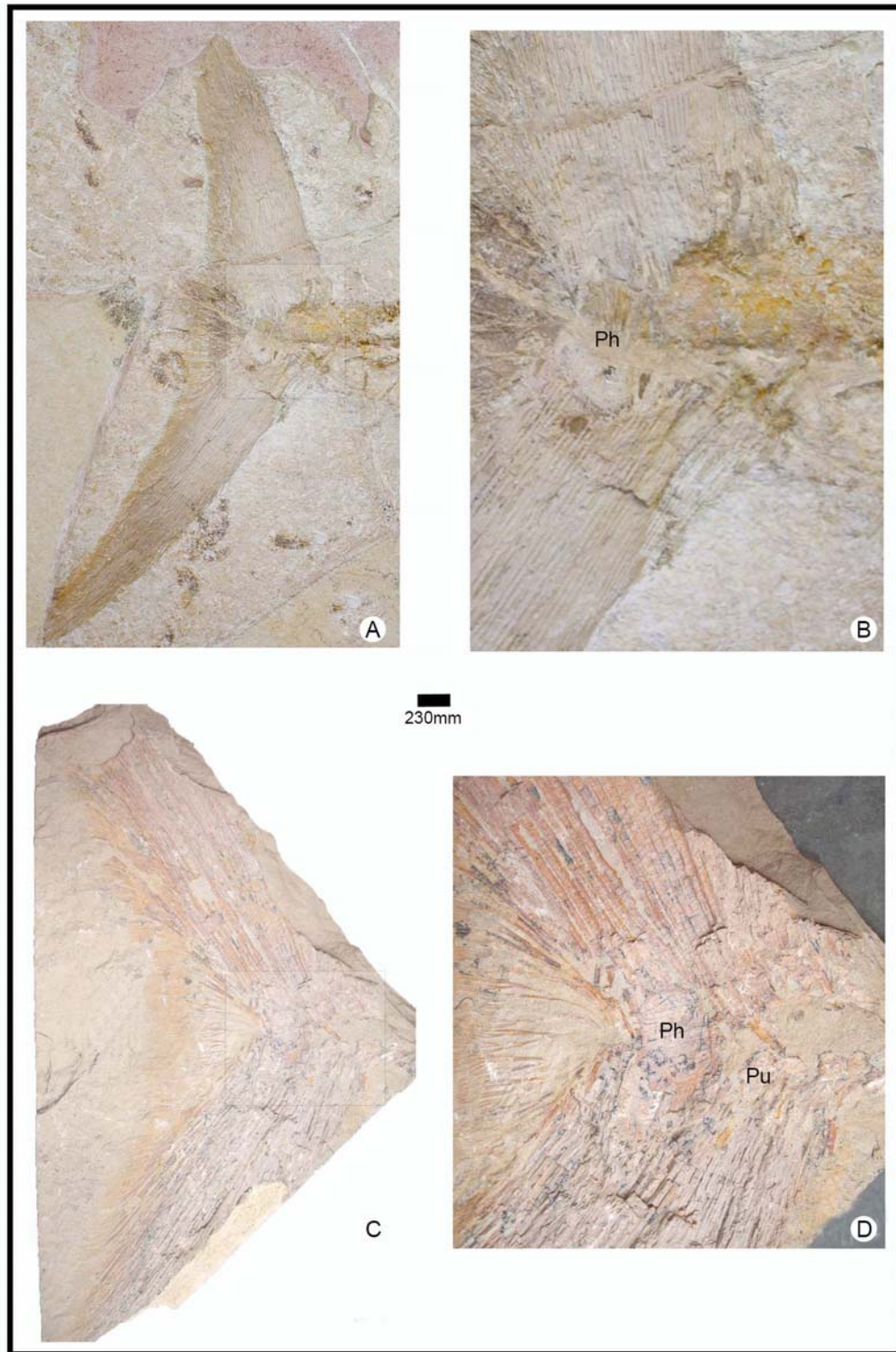


**Figura 4.30:** Pachycormiformes gen. et sp. nov. B (MOZ-Pv 1533). **A-** Aleta caudal. **B-** Dibujo interpretativo de la fotografía A. Abreviaturas: **HP**, placa hipural; **ahPU1-4**, arcos hemales preurales; **en?**, espina neural?; **"E"**, "epurales"; **"Un"**, "uroneurales"; **hi.p.**, proceso hipural.



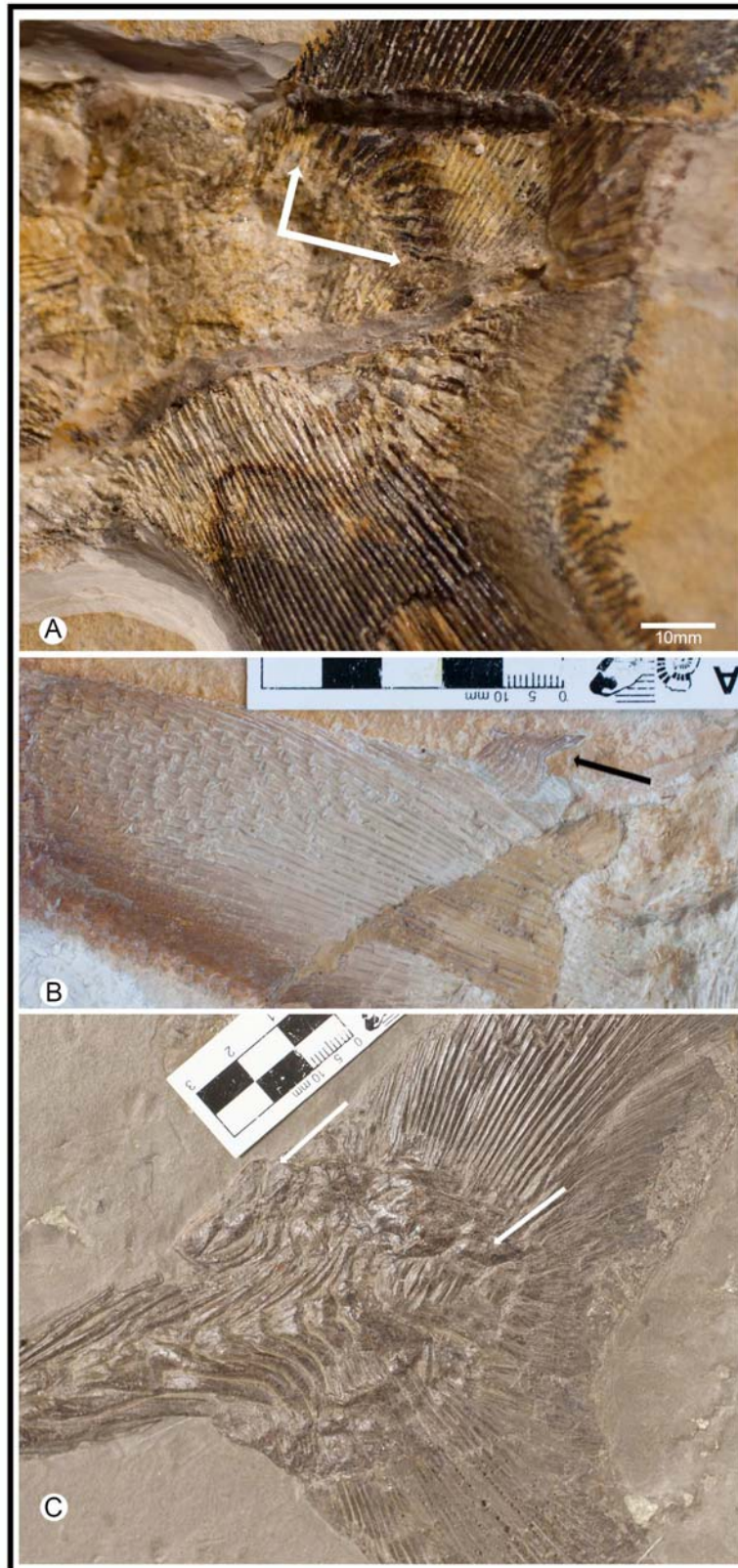


**Figura 4.31:** Pachycormiformes gen. et sp. nov. B fotografías de materiales referidos. **A-** Aleta caudal (MOZ-Pv-2606): **LD**, lóbulo dorsal; **Hp**, posición de la placa hipural; **LV**, lóbulo ventral. **B-** radios lepidotricos aislados (MOZ-Pv-2609). **C y D-** Aleta caudal casi completamente preservada (MOZ-Pv 3719). **D-** detalle de los radios del lóbulo ventral denotado por el recuadro blanco, nótese la ausencia de segmentación característica de los paquicórmidos edéntulos.

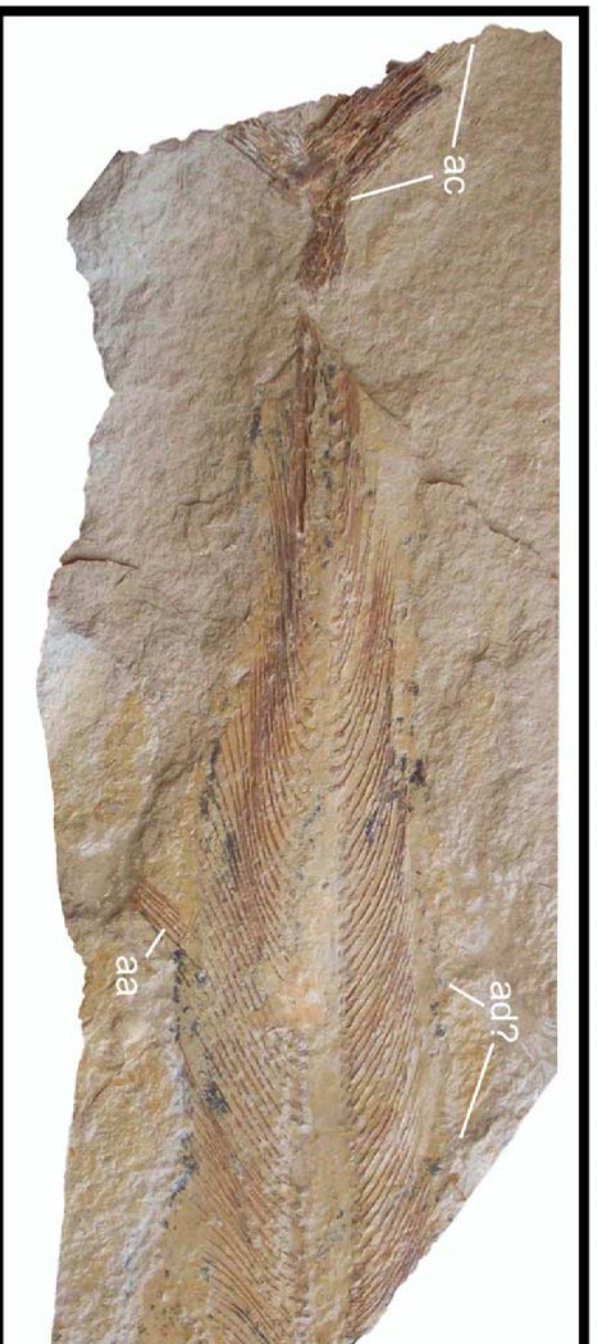


**Figura 4.32:** morfología general de la aleta caudal. **A-B**, *Asthenocormus titanius* (JM SOS 542a); **C-D**, *Pachycormiformes* gen. et sp. nov. B (MOZ-Pv 1533): **Ph**, placa hipural; **Pu**, elementos preurales.





**Figura 4.33:** Ubicación del *scaly caudal apparatus*. **A-** JM SOS 3919 ?*Hypocormus insignis*, **B-** JM SOS 3554, *Hypocormus insignis*, **C-** SMNS 2472 *Pachycormus* sp. Las flechas señalan las escamas modificadas (*scaly caudal apparatus*).

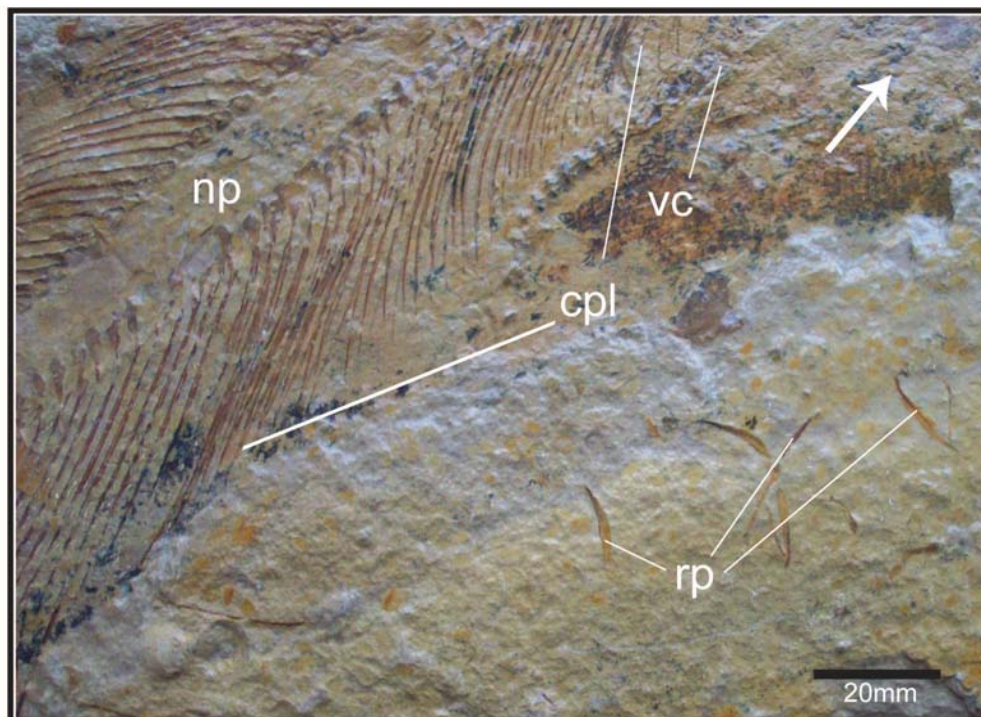


**Figura 4.34:** Pachycormidae indet. (MOZ-Pv 0043). Fragmento de pez casi completo con contenido estomaca  
Abreviaturas: **ac**, aleta caudal; **aa**, aleta anal; **vc**, columna vertebral con centros en forma de reloj de arena de un pez  
aleta dorsal?. Fotografía cedida por Alberto Garrido.

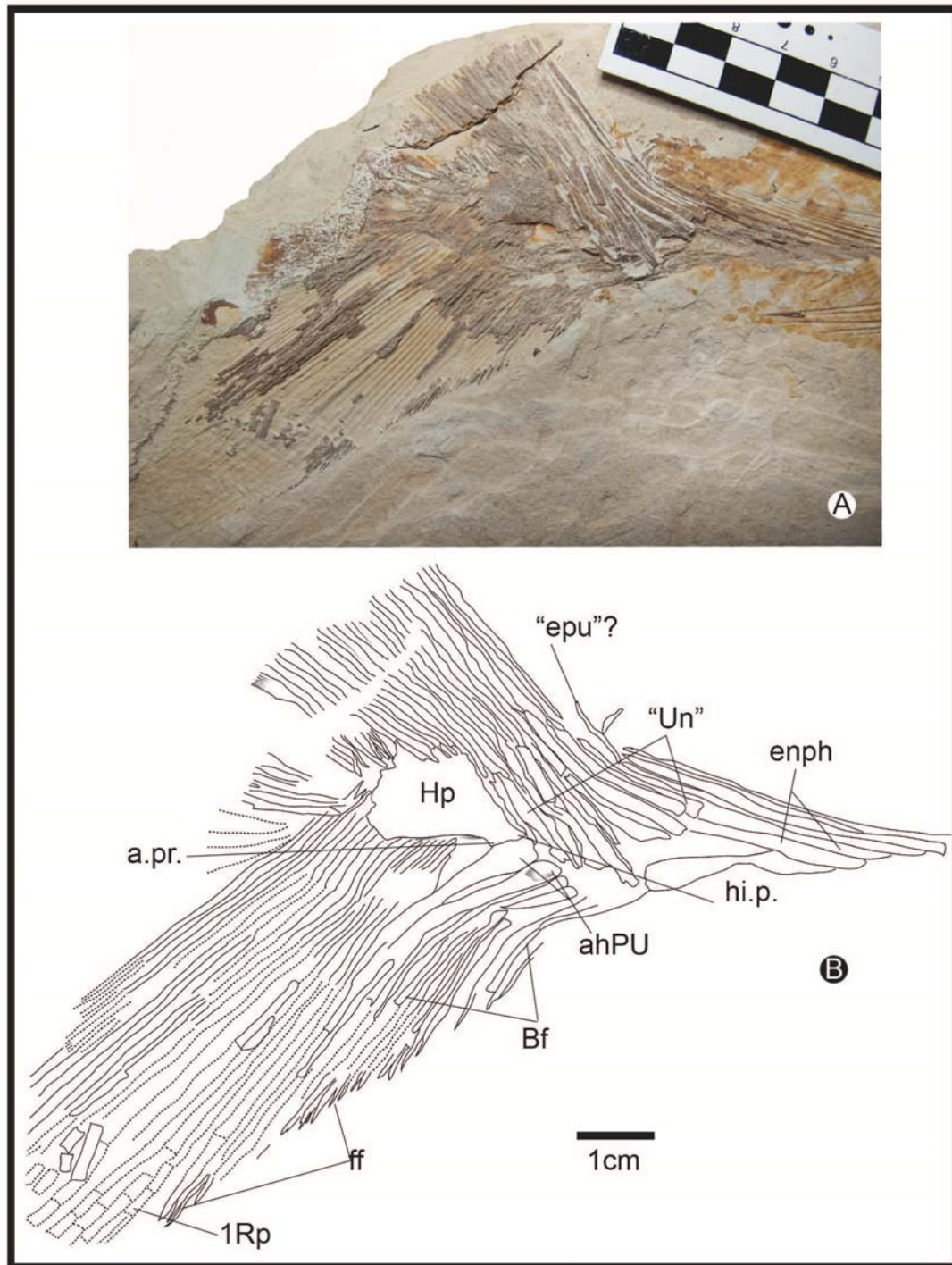




**Figura 4.35:** Pachycormidae indet. (MOZ-Pv 0281). Fragmento posterior de un pez (pedúnculo caudal y aleta caudal incompletamente preservado). La flecha indica el sector anterior.



**Figura 4.36:** Pachycormidae indet. (MOZ-Pv 0043). Fotografía de la región abdominal anterior y región preural. Abreviaturas: **cpl**, costillas pleurales; **np**, notocorda persistente; **vc**, vértebras de un posible teleósteo (forma de reloj de arena); **rp**, radios desarticulados de la aleta pectoral de un pez, posiblemente un aspidorrínquiforme. La flecha indica el sector anterior. Fotografía gentileza de A. Garrido

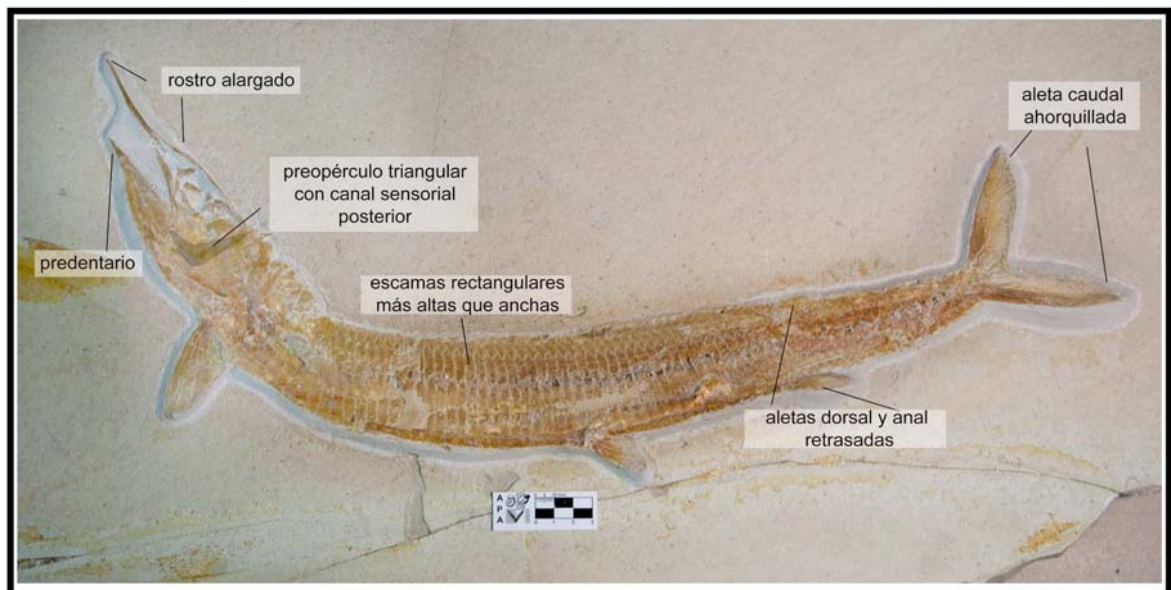


**Figura 4.37:** Pachycormidae indet. (MOZ-Pv 0281). Aleta caudal, **A**-fotografía de la aleta caudal, **B**-esquema de interpretación de los elementos. Abreviaturas: **Hp**, placa hipural; **"Un"**, "uroneurales"; **ahPU**, arcos hemales de las vértebras I y II preurales; **Bf**, fulcros basales; **ff**, fulcros marginales; **1Rp**, primer radio principal; **"epu"?**, "epurales"?; **enph**, espinas neurales de las vértebras preurales; **a.pr.**, proceso anterior de la placa hipural; **hi.p.**, proceso hipural.





**Figura 4.38:** lámina ilustrando 3 especies de los 4 géneros Aspidorhynchiformes conocidos. **A-** *Vinctifer comptoni* (MOZ-Pv), **B-** *Aspidorhynchus sanzenbacheri* (JM ETT 2A), **C-** cf. *Belonostomus* sp. (JM ETT 117) Escala=20mm.



**Figura 4.39:** caracterización general de un miembro del orden Aspidorhynchiformes, (*Aspidorhynchus acutirostris* SMNS 80253).

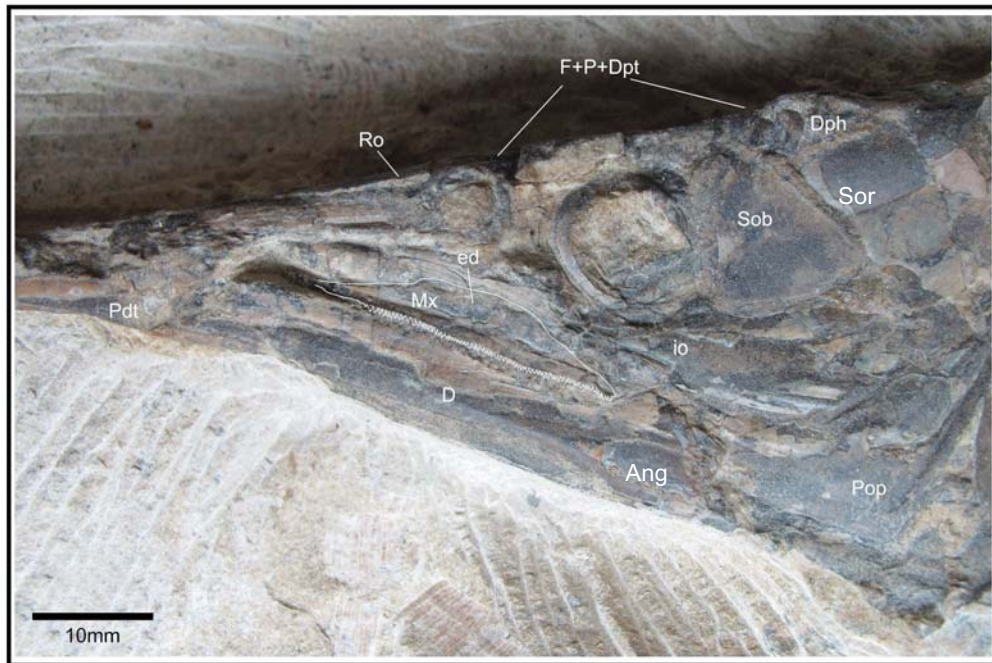


**Figura 4.40:** *Belonostomus tenuirostris* (Agassiz, 1833) (JM SOS 3044a), especie tipo del género *Belonostomus*.

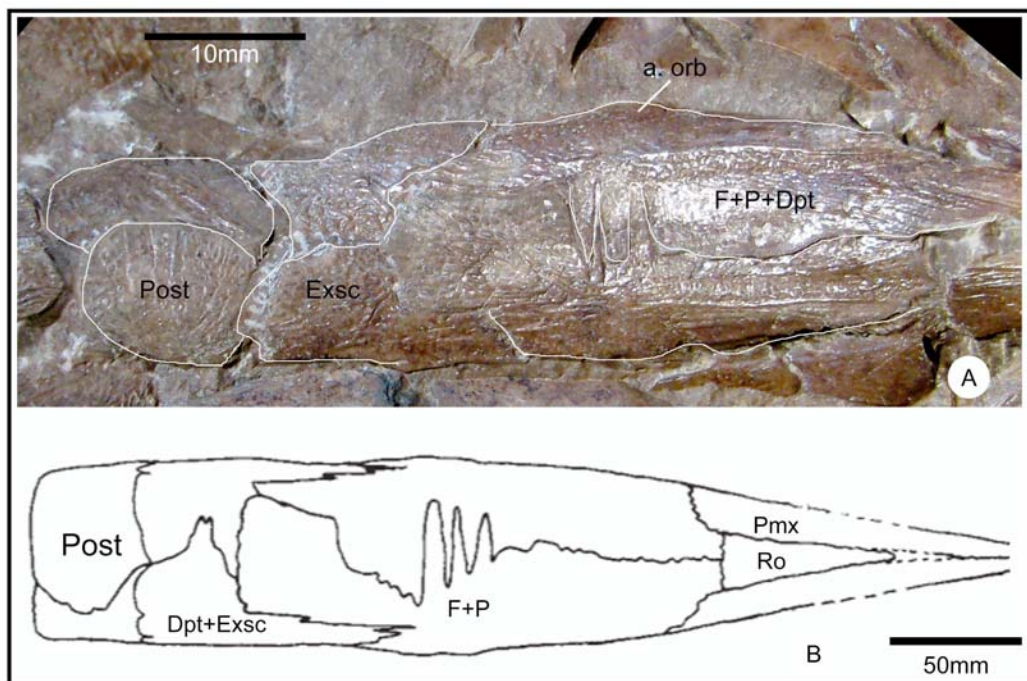


**Figura 4.41:** *Belonostomus* nov. sp. A (MOZ-Pv 1747). Holotipo.

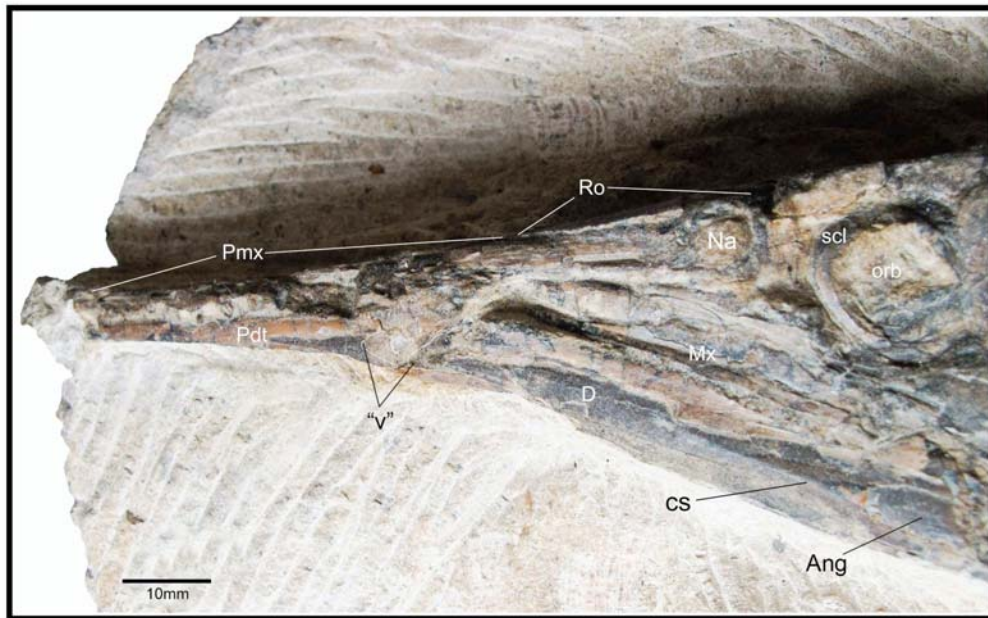




**Figura 4.42:** *Belonostomus* nov. sp. A (MOZ-Pv 1747). Detalle del cráneo. Abreviaturas: **Pdt**, predentario; **Mx**, maxilar; **ed**, expansión dorsal; **Ro**, rostral; **F+P+Dpt**, fronto+parieto+dermopterótico; **Sob**, suborbital; **io**, infraorbital; **Pop**, preopérculo; **D**, dentario; **Dph**, dermoesfenótico; **Sor**, supraorbital; **Ang**, angular.



**Figura 4.43:** A- fotografía de *Vinctifer comptoni* (MBf. 3591), B- Esquema de *Richmondichthys sweeti* (modificado de Bartholomai 2004). Techo del cráneo. Abreviaturas: **Ro**, rostral; **Pmx**, premaxilar; **F+P+Dpt**, fronto+parieto+dermopterótico; **Exsc**, extraescapular; **Post**, postparietal.

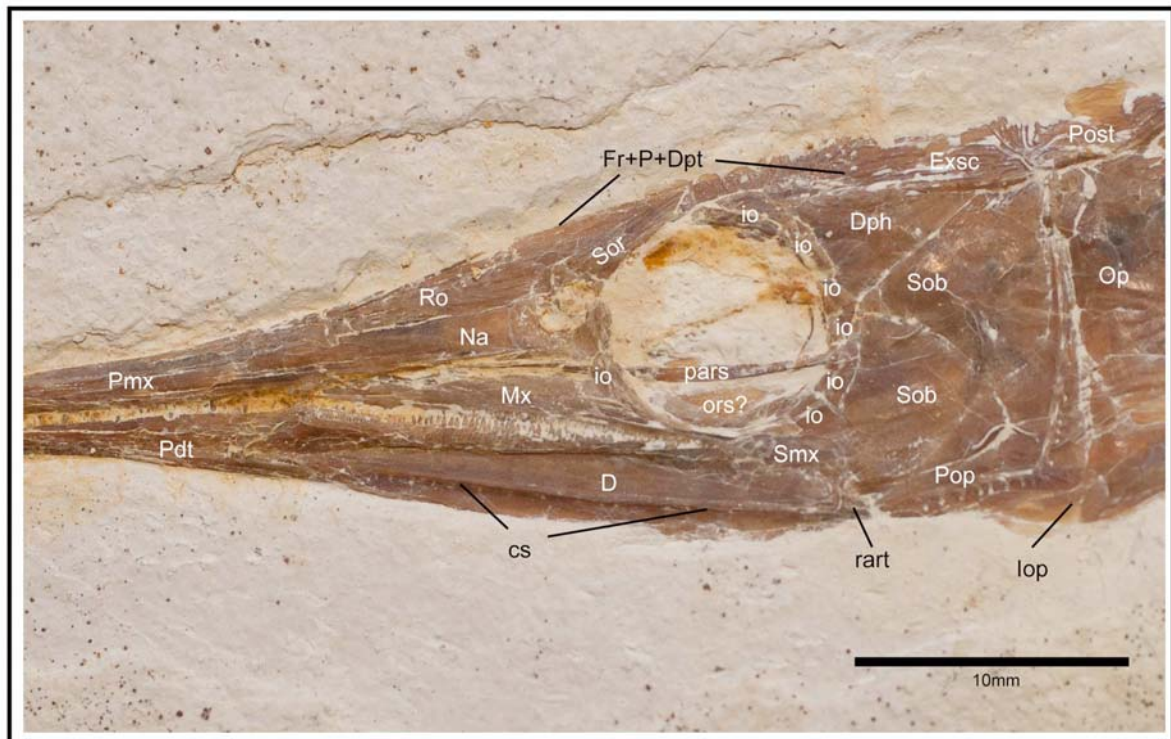


**Figura 4.44:** *Belonostomus* nov. sp A (MOZ-Pv 1747). Fotografía del techo del cráneo. Abreviaturas: **Ro**, rostral; **Pmx**, premaxilar; **F+P+Dpt**, fronto+parieto+dermopterótico; **Exsc**, extraescapular; **Post**, postparietal.

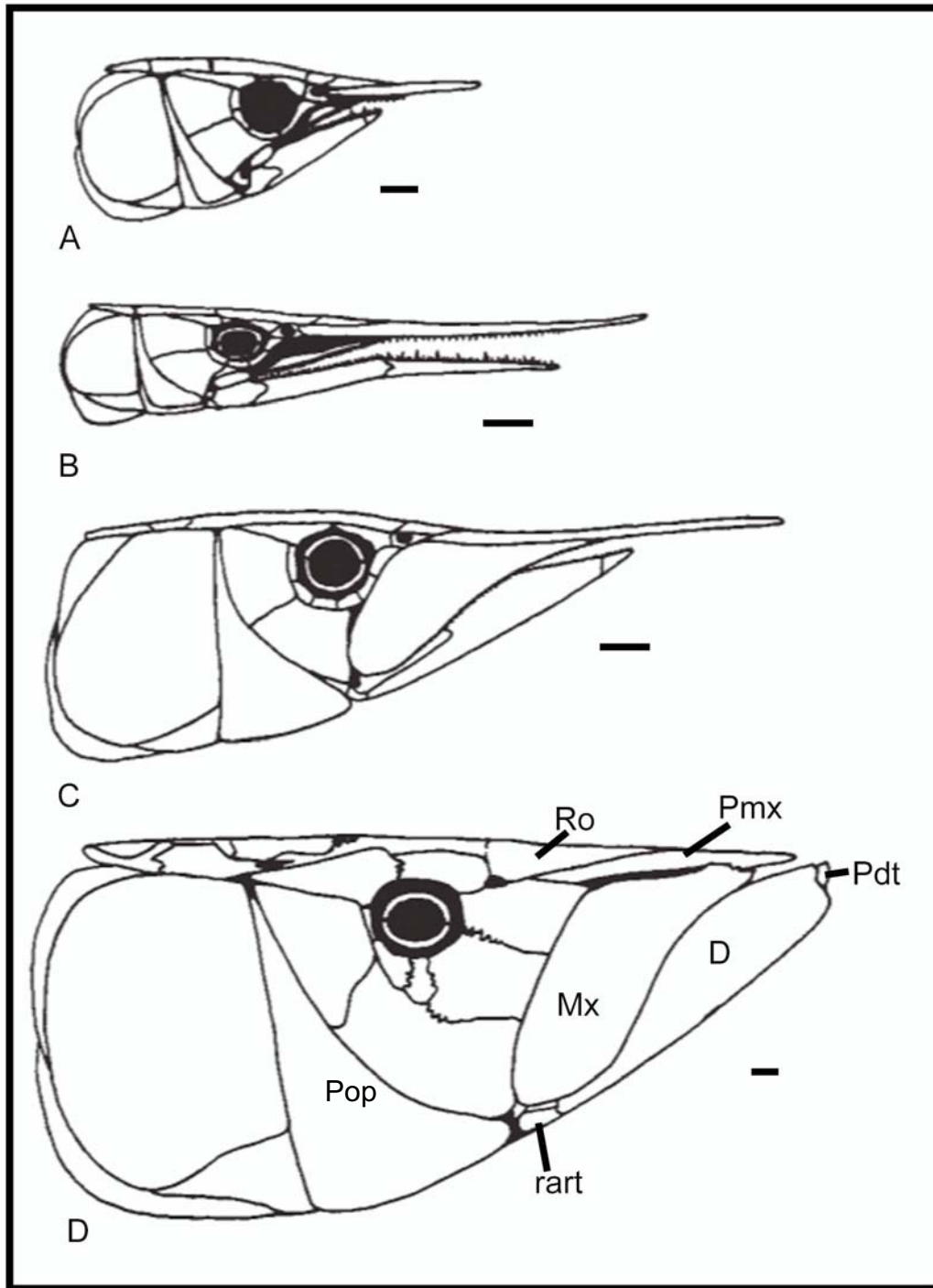


**Figura 4.45:** *Belonostomus* nov. sp A (MOZ-Pv 1747). Detalle del sector anterior del cráneo. Abreviaturas: **Pmx**, premaxilar; **Ro**, rostral; **Pdt**, predentario; **D**, dentario; **cs**, canal sensorial; **scl**, anillo esclerótico; **orb**, órbita; **Na**, narina; **Ang**, angular; **"v"**, sutura de predentario y dentario.

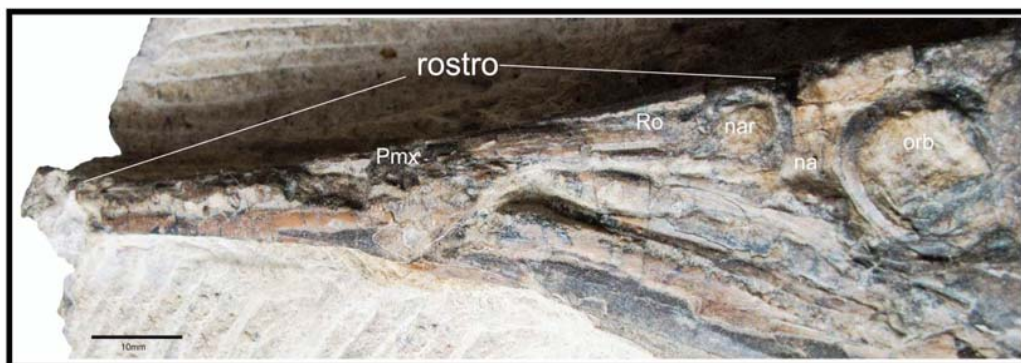




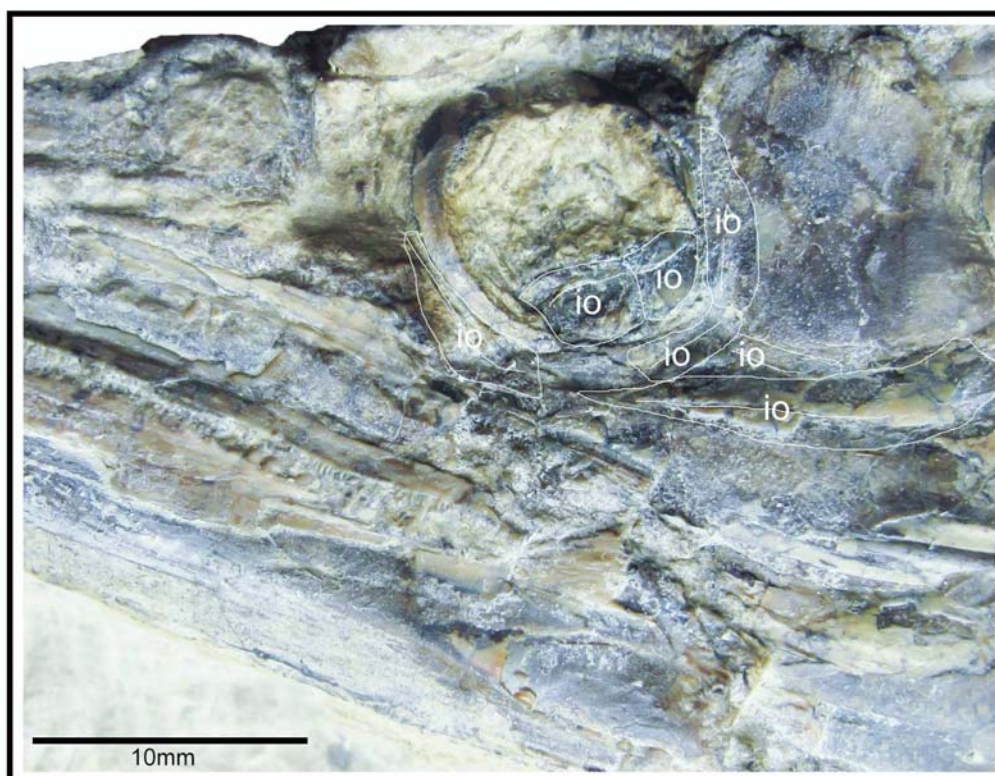
**Figura 4.46:** cf. *Belonostomus* sp. (JM-ETT 981). Detalle del cráneo. Abreviaturas: **D**, dentario; **rart**, retroarticular; **cs**, canal sensorial mandibular; **Pdt**, predentario; **Pmx**, premaxilar; **Mx**, maxilar; **Na**, nasal; **Ro**, rostral; **Sor**, supraorbital; **Fr+P+Dpt**, fronto+parieto+dermopterótico; **Exsc**, extraescapular; **Post**, posttemporal; **Dph**, dermoesfenótico; **Sob**, suborbital; **Op**, opérculo, **Pop**, preopérculo; **lop**, interopérculo; **io**, infraorbital; **pars**, paraesfenoides; **ors?** Orbitoesfenoides?; **Smx**, supramaxilar.



**Figura 4.47:** esquema comparativo de los cráneos de **A-** *Aspidorhynchus*, **B-** *Belonostomus*, **C-** *Vinctifer*, **D-** *Richmondichthys*. Abreviaturas: **D**, dentario; **Pmx**, premaxilar; **Pdt**, predentario; **Ro**, rostral; **Mx**, maxilar; **rart**, retroarticular; **Pop**, preopercular. Escala=10mm. Modificado de Bartholomai (2004).

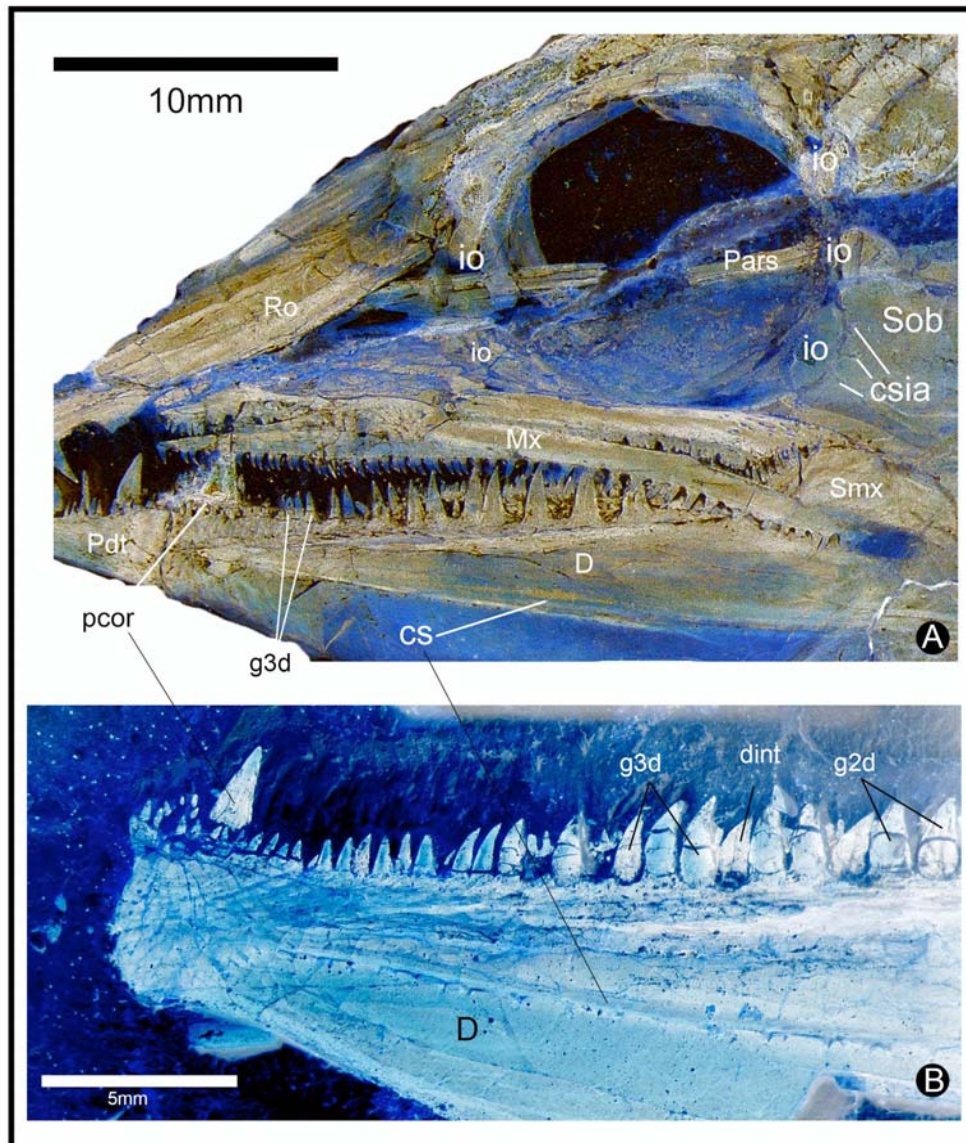


**Figura 4.48:** *Belonostomus* nov. sp A (MOZ-Pv 1747) parte anterior del cráneo mostrando el rostro y los elementos que lo componen. Abreviaturas: **Pmx**, premaxilar; **Ro**, rostral; **nar**, narina; **na**, nasal; **orb**, órbita.

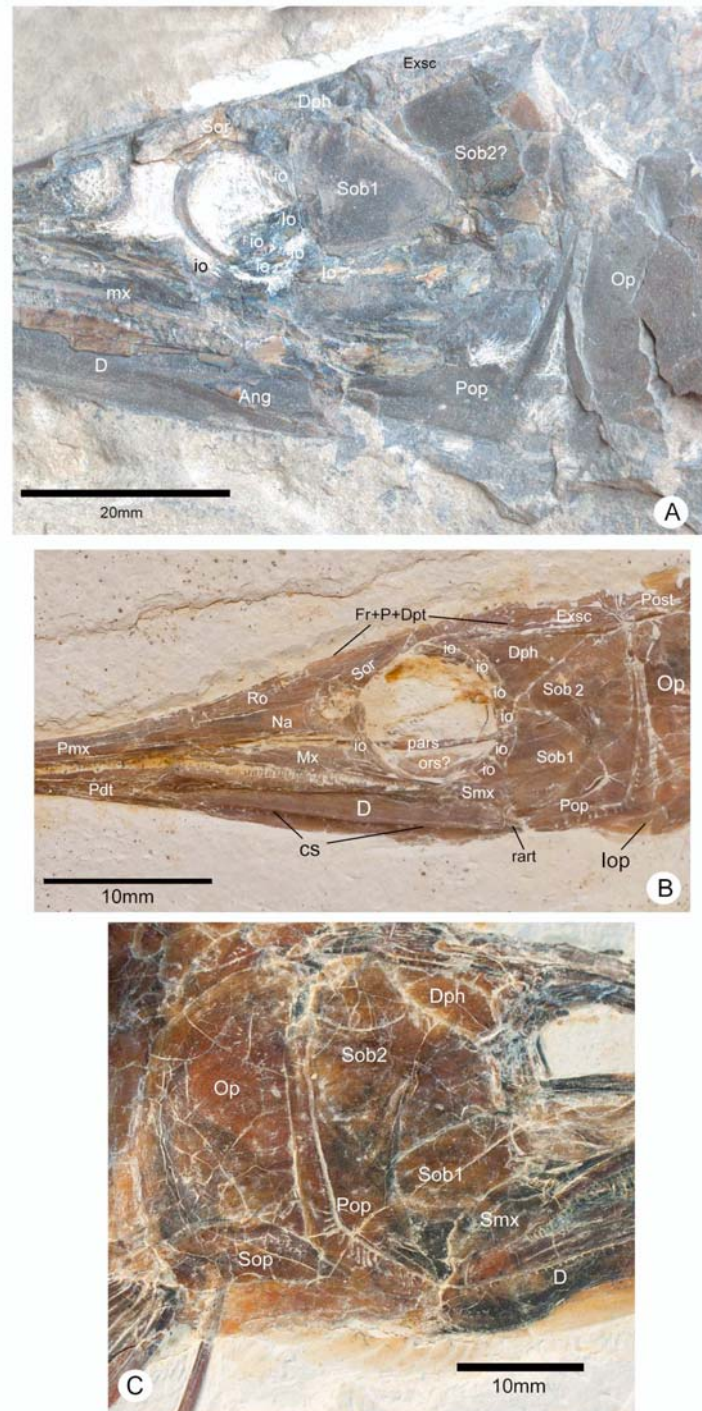


**Figura 4.49:** *Belonostomus* nov. sp A (MOZ-Pv 1747). Fotografía que muestra los infraorbitales (**io**) desplazados de la posición original.



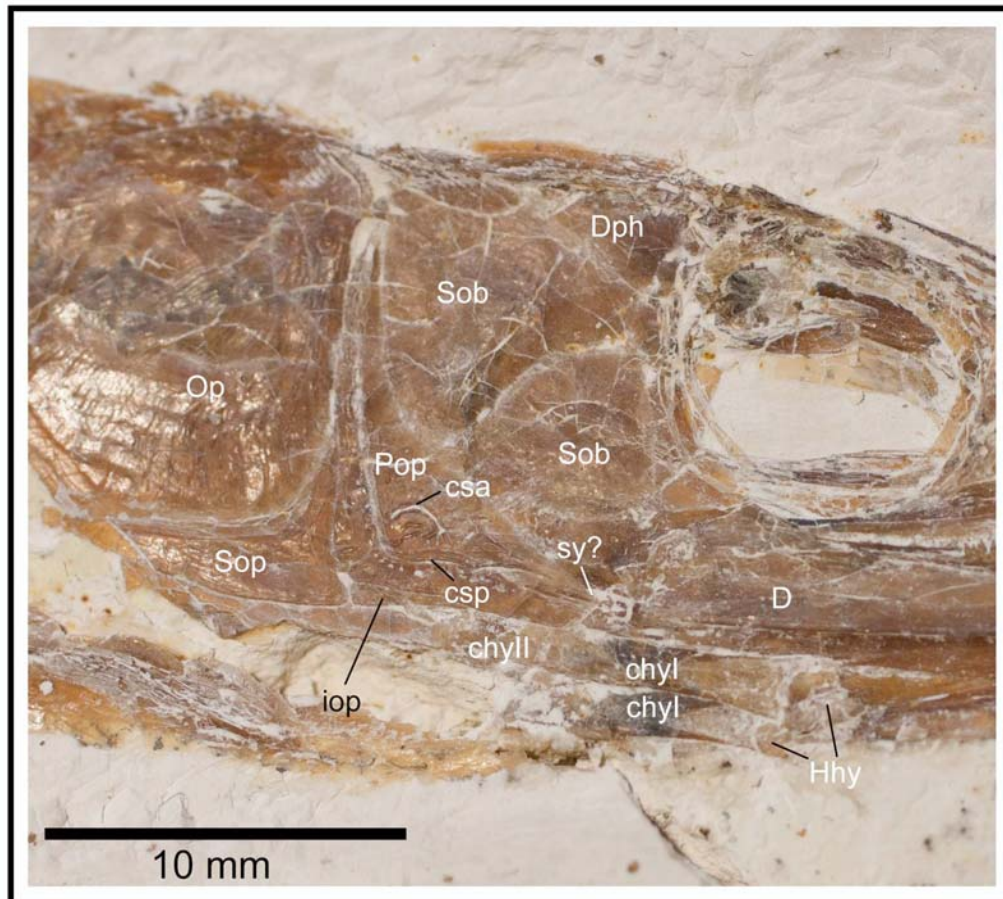


**Figura 4.50:** *Aspidorhynchus sanzenbacheri* **A-** Fotografía del cráneo de JM ETT1 **B-** Fotografía de detalle del dentario de JM ETT 1586 para mostrar la disposición y morfología de los dientes. Ambas fotos tomadas bajo luz ultravioleta. Abreviaturas: **io**, infraorbitales; **csia**, canalículos del infraorbital; **Ro**, rostral; **Pars**, paraesfenoides; **pcor**, placa coronoidea; **D**, dentario, **cs**, canal sensorial mandibular; **Smx**, supramaxilar; **Sob**, suborbital; **g3d**, grupo de 3 dientes de la serie externa; **dint**, diente de la serie interna que alterna con la serie externa; **g2d**, grupo de 2 dientes de la serie externa.



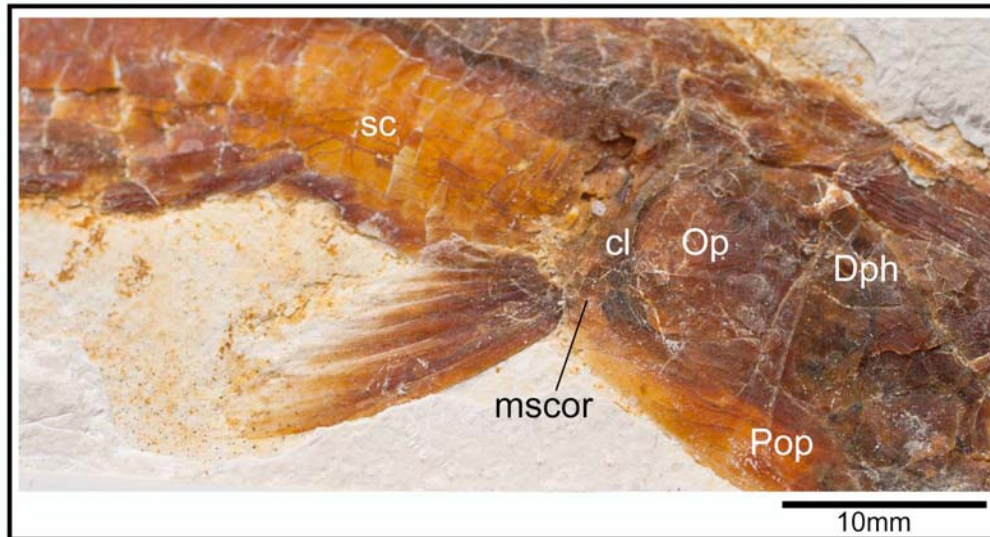
**Figura 4.51:** **A-** *Belonostomus* nov. sp. A (MOZ-Pv 1747), **B-** cf. *Belonostomus* sp. (JM-ETT 981), **C-** *Aspidorhynchus sanzenbacheri* (JM-ETT2). Comparación de los huesos de la región orbitaria. Abreviaturas: **Sor**, supraorbital; **Dph**, dermoesfenótico; **Sob**, suborbital; **Pop**, preopérculos; **Op**, opérculo; **Sop**, subopérculo; **Excs**, extraescapular; **Post**, posttemporal; **Fr+P+Dpt**, fronto-parieto-dermopterótico; **mx**, maxilar; **D**, dentario; **Smx**, supramaxilar; **Ro**, rostral; **Pdt**, predentario.



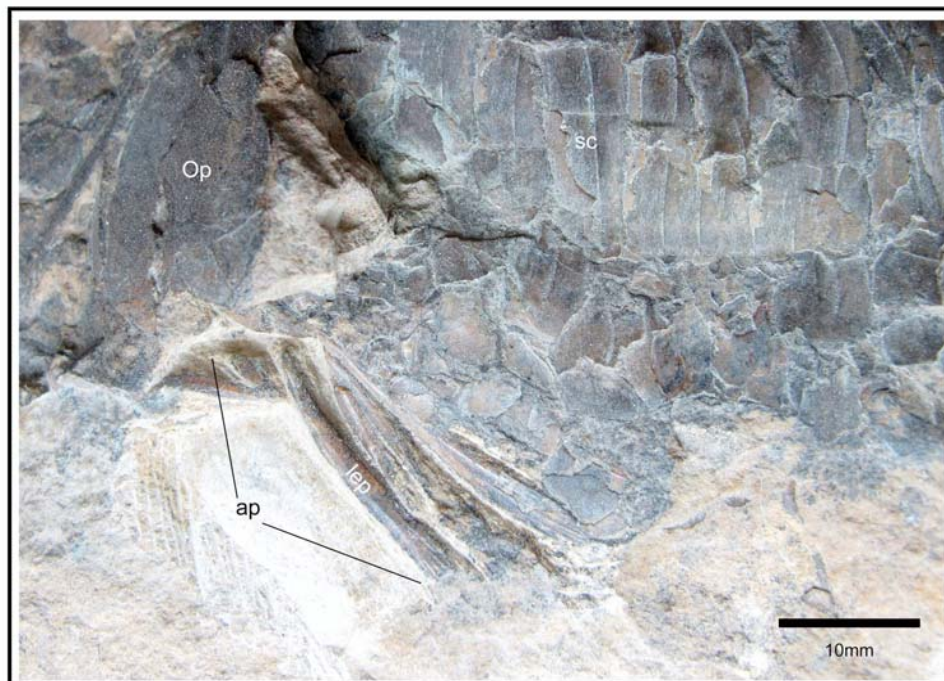


**Figura 4.52:** cf. *Belonostomus* sp. (JM ETT 128). Abreviaturas: **D**, dentario; **Hhy**, hipohial; **chy**, ceratohial; **iop**, interopérculo; **Pop**, preopérculo; **csa**, canal sensorial accesorio; **csp**, canal sensorial principal; **sy?**, simplético?; **Sob**, suborbital; **Dph**, dermoesfenótico; **Sob**, subopérculo; **Op**, opérculo.

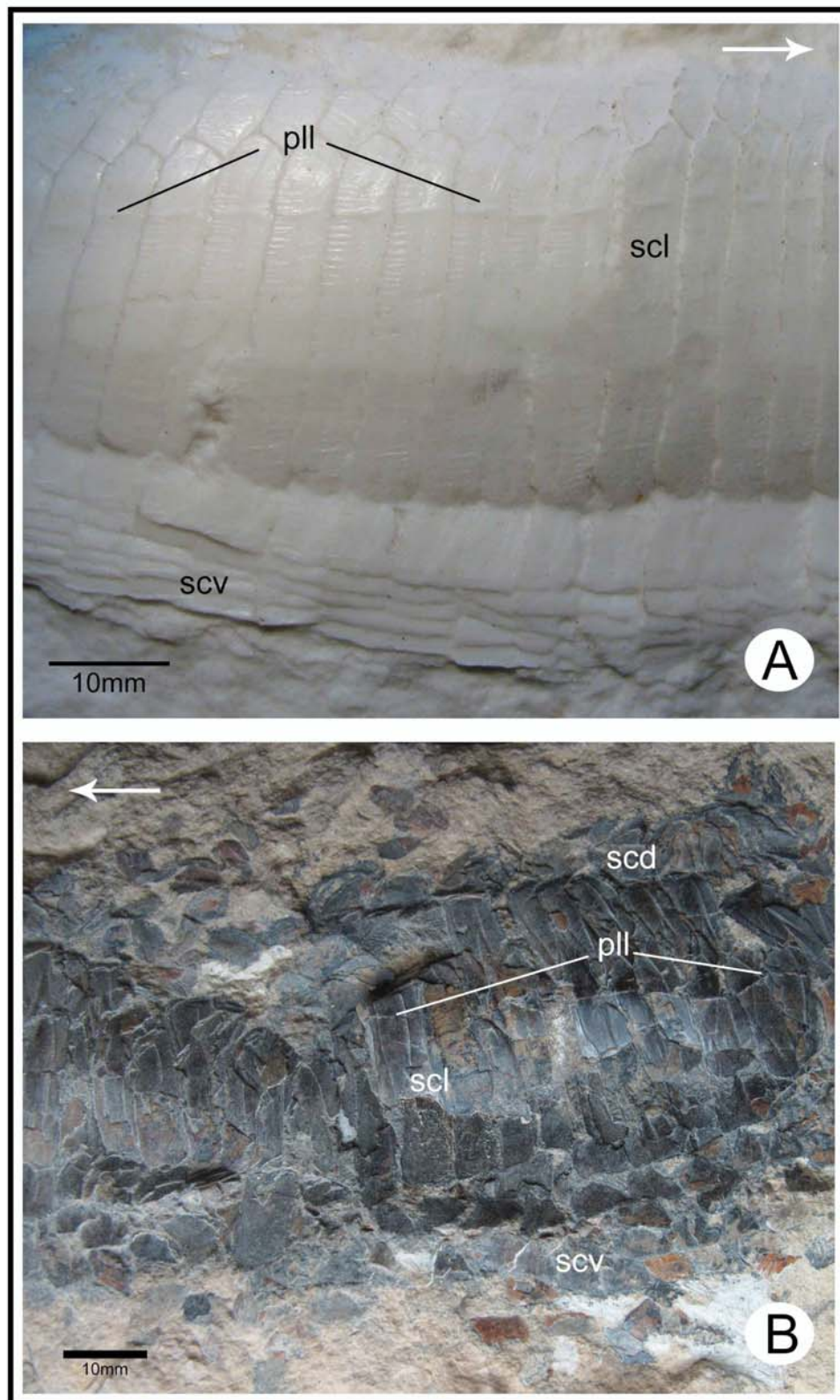




**Figura 4.53:** cf. *Belonostomus* sp. (JM ETT 2170). Fotografía para mostrar una aleta pectoral típica de un pez Aspidorhynchiforme. Nótese la forma espatulada y el ancho de los lepidotricos. Abreviaturas: **sc**, escamas; **mscor**, mesocoracoides; **cl**, cleitro; **Op**, opérculo; **Pop**, preopérculos; **Dph**, dermoesfenótico.



**Figura 4.54:** *Belonostomus* nov. sp. A (MOZ-Pv 1747). Fotografía de detalle de la aleta pectoral. Abreviaturas: **Op**, opérculo; **lep**, lepidotricos; **ap**, aleta pectoral; **sc**, escamas.

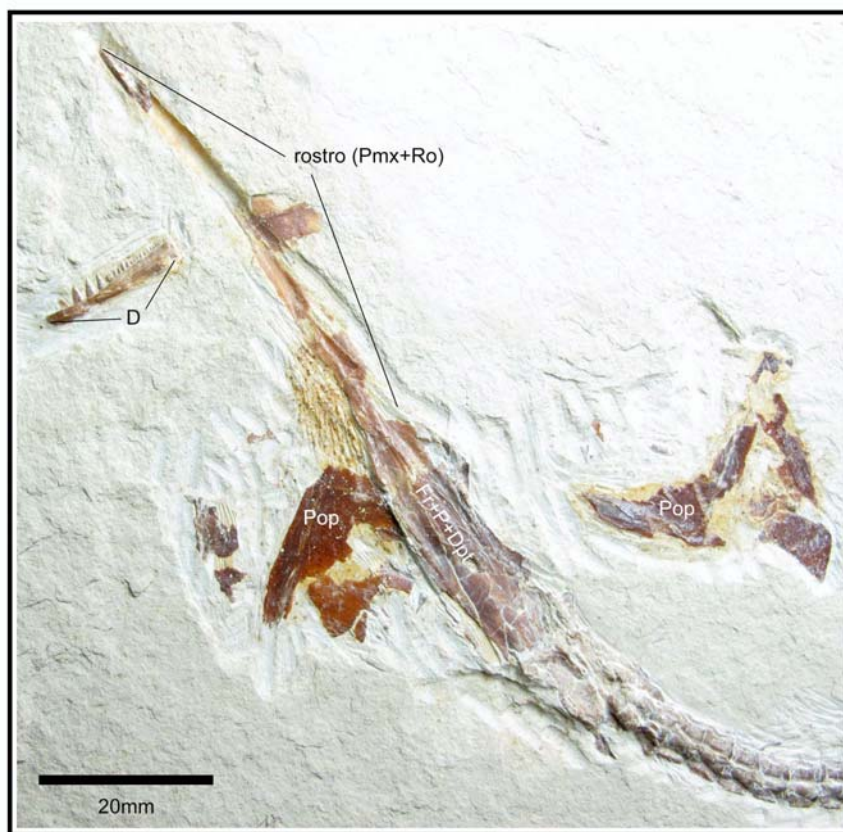


**Figura 4.55:** detalle de las escamas de **A-** *Vinctifer comptoni* (MBf.2837-molde de látex) y **B-** *Belonostomus nov. sp. A* (MOZ-Pv 1747). Abreviaturas: **scl**, escamas laterales; **pll**, perforaciones de la línea lateral; **scd**, escamas dorsales; **scv**, escamas ventrales. La flecha indica el sector anterior.

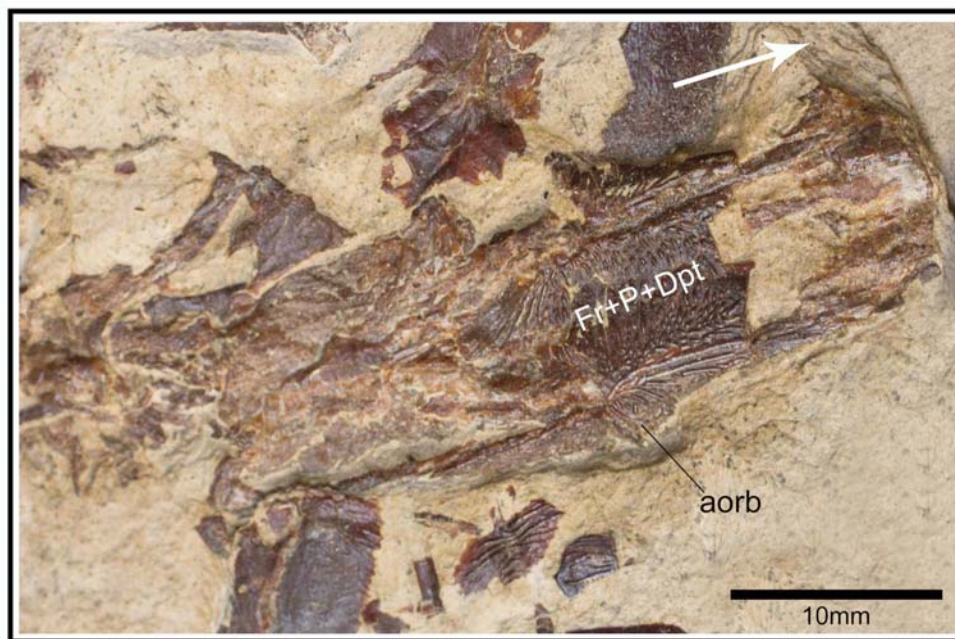




**Figura 4.56:** *Belonostomus* nov. sp. B (MOZ-Pv 3642). Holotipo.

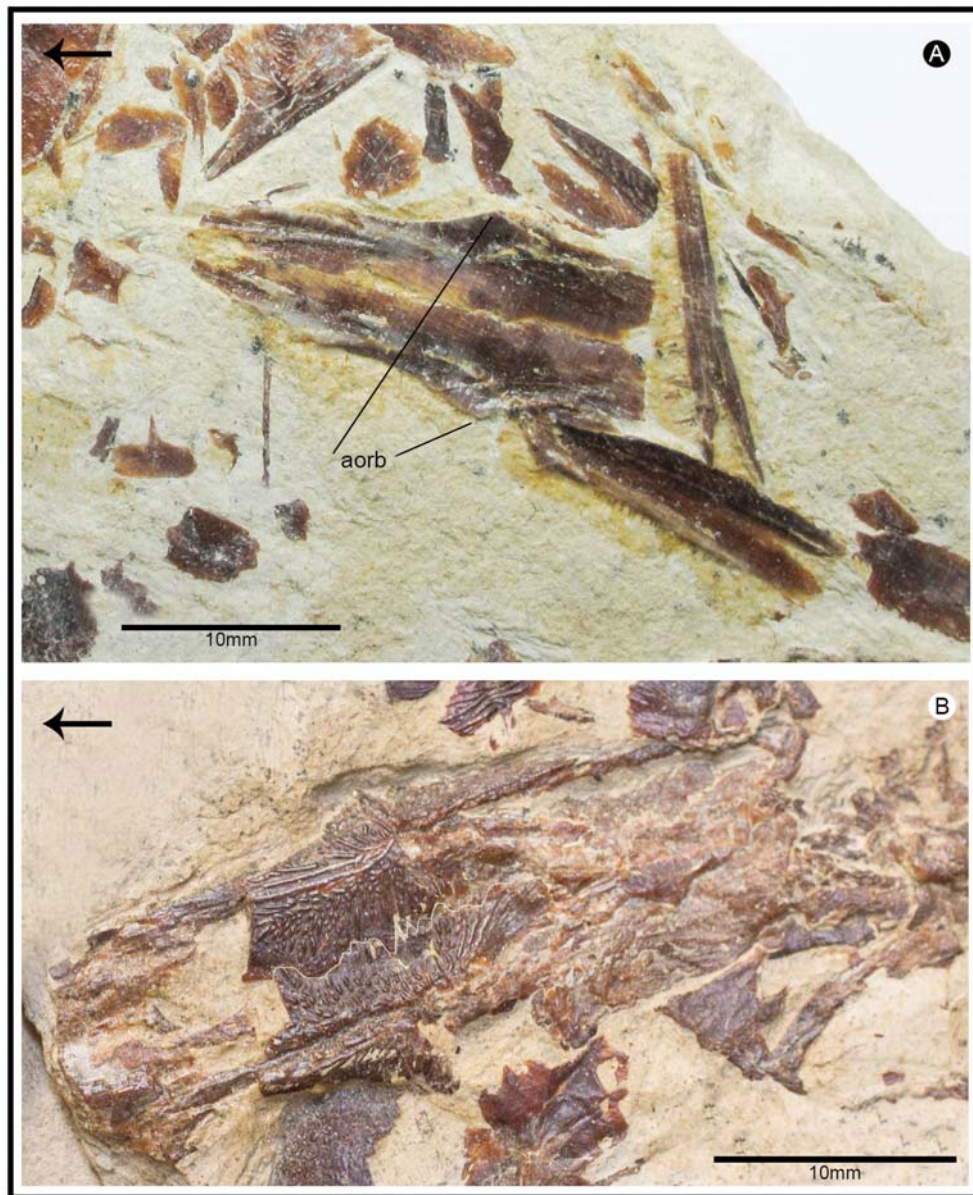


**Figura 4.57:** *Belonostomus* nov. sp. B (MOZ-Pv 3642). Detalle del cráneo. Abreviaturas: **Fr+P+Dpt**, fronto-parieto-dermopterótico; **Pop**, preopérculo; **D**, dentario; **Pmx**, premaxilar; **Ro**, rostral.

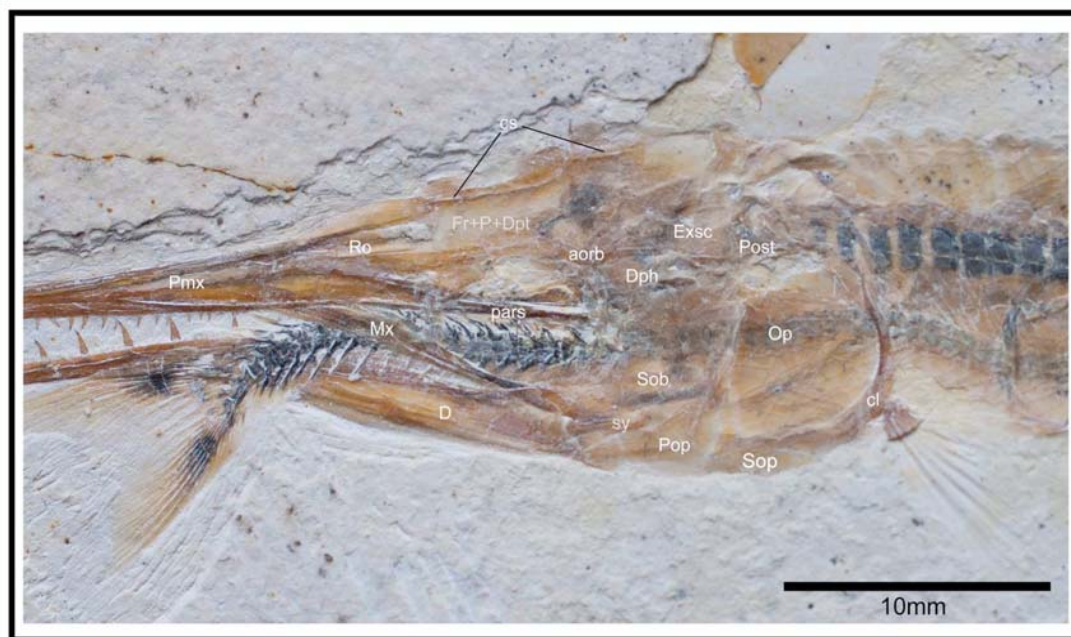


**Figura 4.58:** *Belonostomus* nov. sp. B (MOZ-Pv 1769b). **Fr+P+Dpt**, Fronto-parieto-dermopterótico; **aorb**, apófisis orbitaria. La flecha indica el sector anterior.



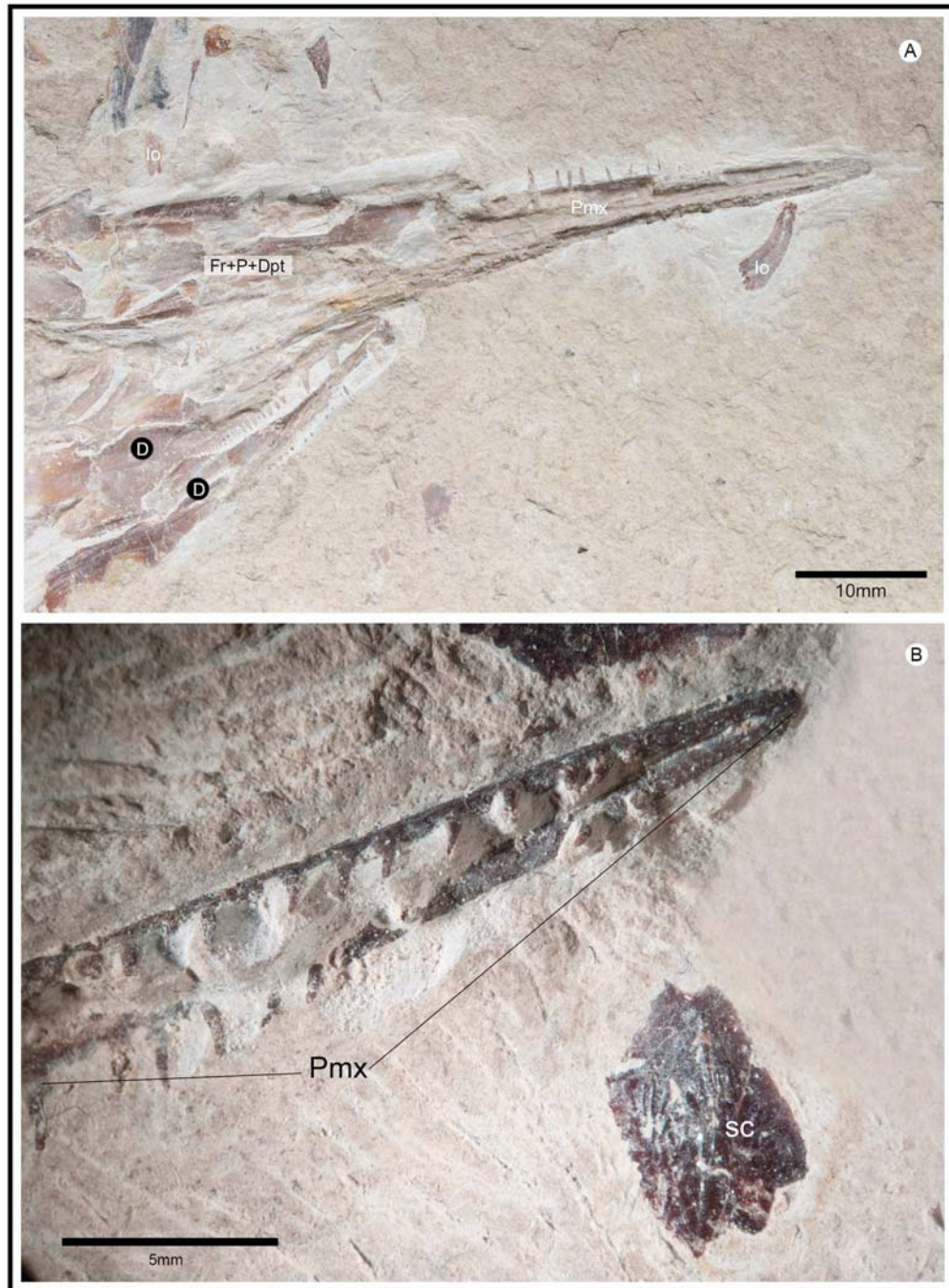


**Figura 4.59:** fotografía de *Belonostomus nov. sp.* B. A-MOZ-Pv 1763, B-MOZ-Pv 1769b. Detalle del fronto-parieto-dermopterótico mostrando la diferente sutura y ornamentación de los huesos. Abreviaturas: **aorb**, apófisis orbitaria. La flecha indica el sector anterior.

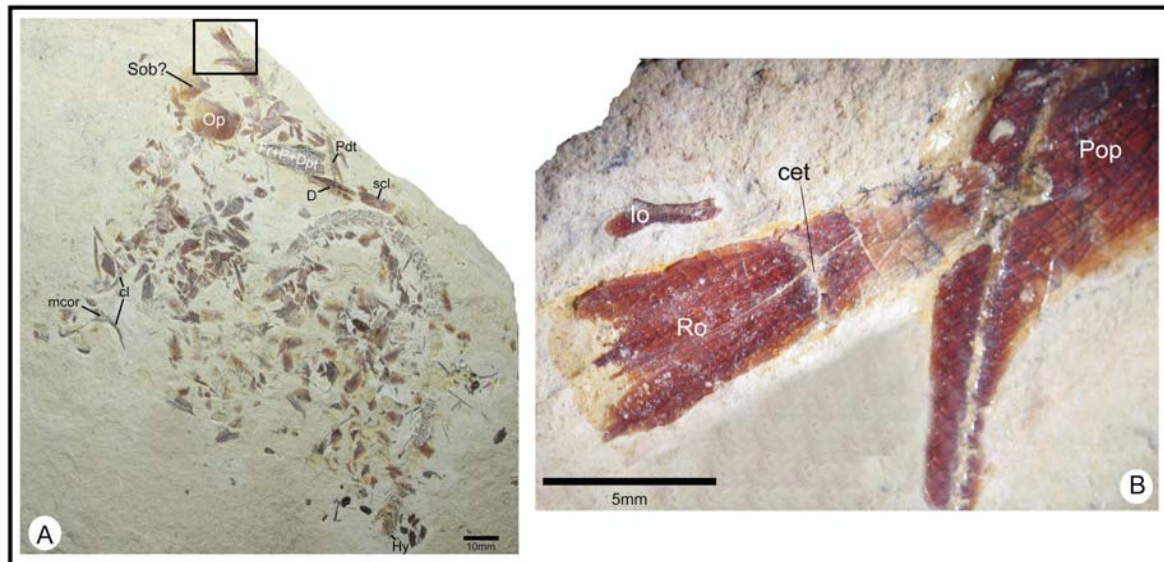


**Figura 4.60:** cf. *Belonostomus* sp. (JM ETT 123a). Fotografía del cráneo de un juvenil, nótese la ausencia de ornamentación en los huesos del cráneo así como la pobre osificación de las vértebras. Abreviaturas: **Pmx**, premaxilar; **Ro**, rostral; **aorb**, apófisis orbitaria; **cs**, canal sensorial; **Fr+P+Dpt**, fronto+parieto+dermopterótico; **Exsc**, extraescapular; **Post**, posttemporal; **Op**, opérculo; **cl**, cleitro; **Sop**, subopérculo; **Sob**, suborbital; **Pop**, preopérculo; **D**, dentario; **sy**, simpléctico; **Mx**, maxilar; **pars**, paraesfenoides.

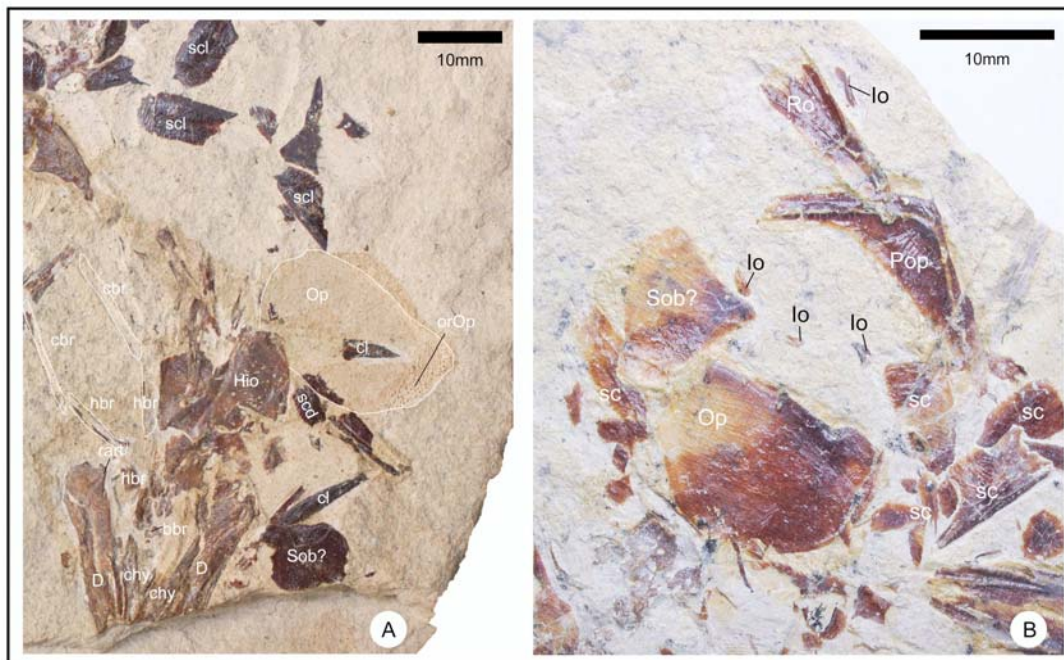




**Figura 4.61:** *Belonostomus* nov. sp. B A-Detalle del cráneo (MOZ-Pv 1536), B-Detalle del premaxilar de MOZ-Pv 1769A, nótese el extremo anterior edéntulo. Abreviaturas: **Pmx**, premaxilar; **sc**, escama; **Io**, infraorbital, **D**, dentario; **Fr+P+Dpt**, fronto-parieto-dermopterótico.

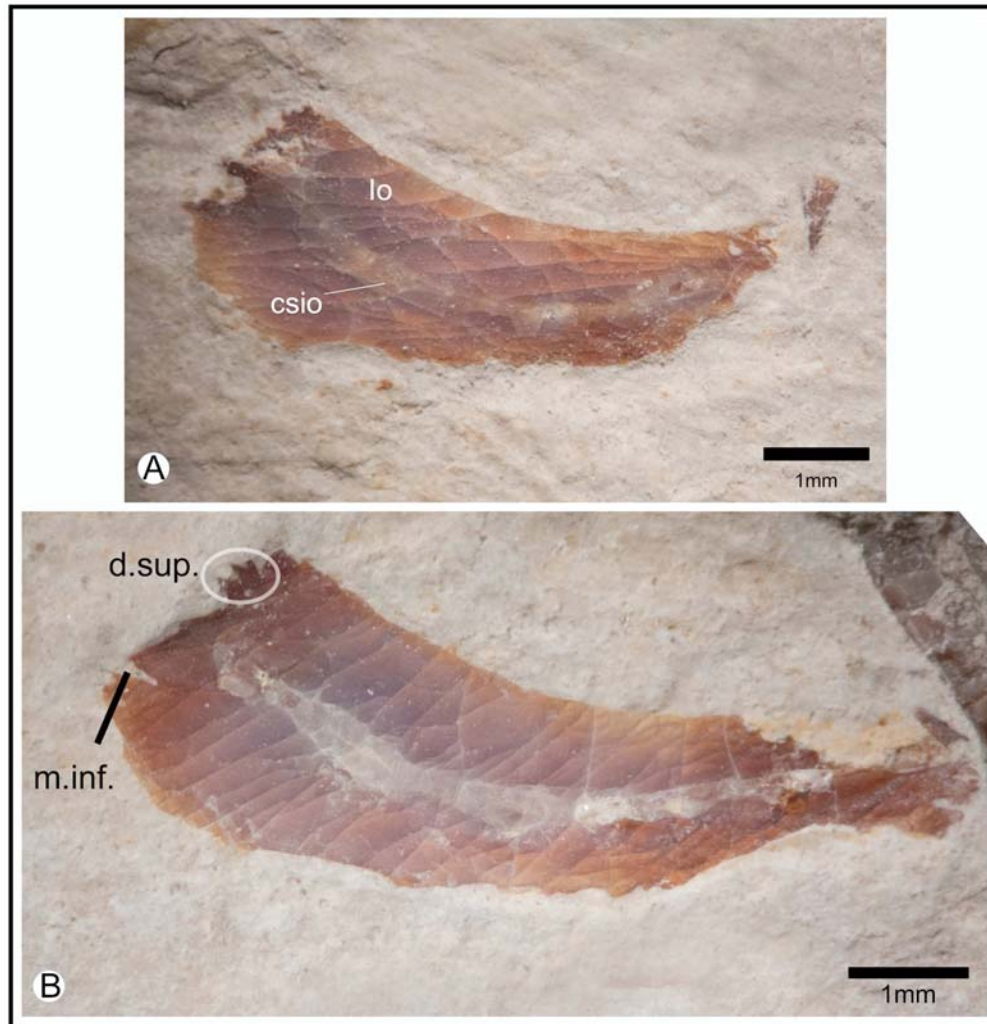


**Figura 4.62:** *Belonostomus* nov. sp. B (MOZ-Pv 1763). A- vista general del ejemplar, B- Detalle del sector marcado en A por un recuadro. Abreviaturas: **Sob?**, suborbital?; **Op**, opérculo; **Fr+P+Dpt**, fronto-parieto-dermopterótico; **Pdt**, predentario; **scl**, escama lateral; **cl**, cleitro; **mcor**, mesocoracoides; **Hy**, hipural; **Ro**, rostral; **cet**, comisura etmoidea; **lo**, infraorbital; **Pop**, preopérculo.

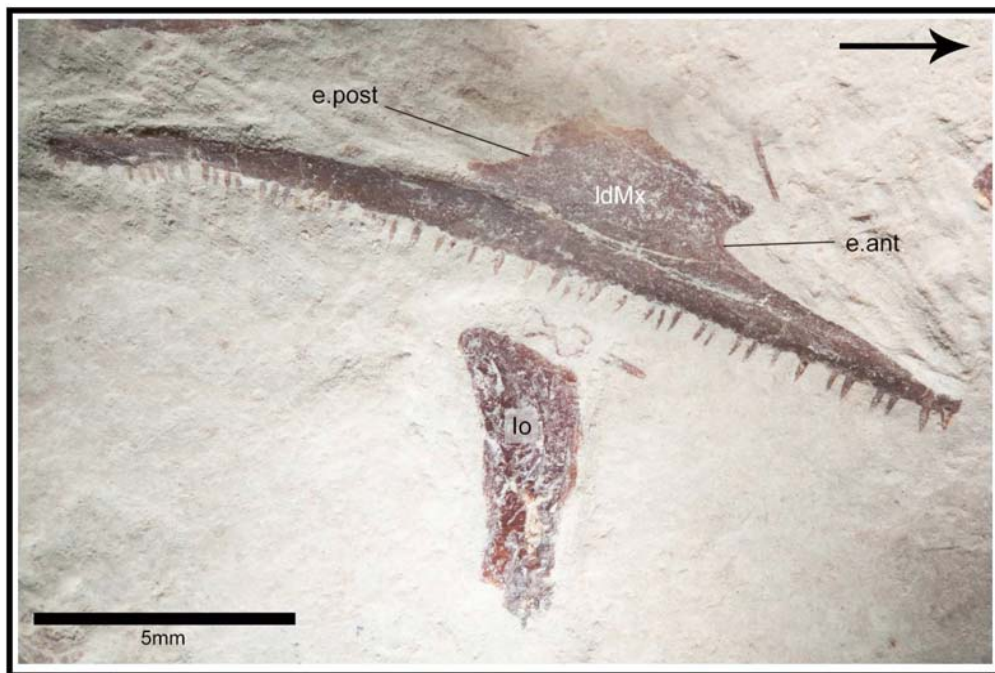


**Figura 4.63:** *Belonostomus* nov. sp. B. A- (MOZ-Pv 1769b), B- (MOZ-Pv 1763). Abreviaturas: **scl**, escamas laterales o de los flancos; **scd**, escamas dorsales; **Sob?** suborbital?; **D**, dentario; **chy**, ceratohial; **bbr**, basibranquial; **hbr**, hipobranquial; **cbr**, ceratobranquial; **Hio**, hiomandibular; **cl**, cleitro (fragmentos); **Op**, opérculo; **orOp**, ornamentación del opérculo; **lo**, infraorbital; **Pop**, preoperculos; **Ro**, rostral.

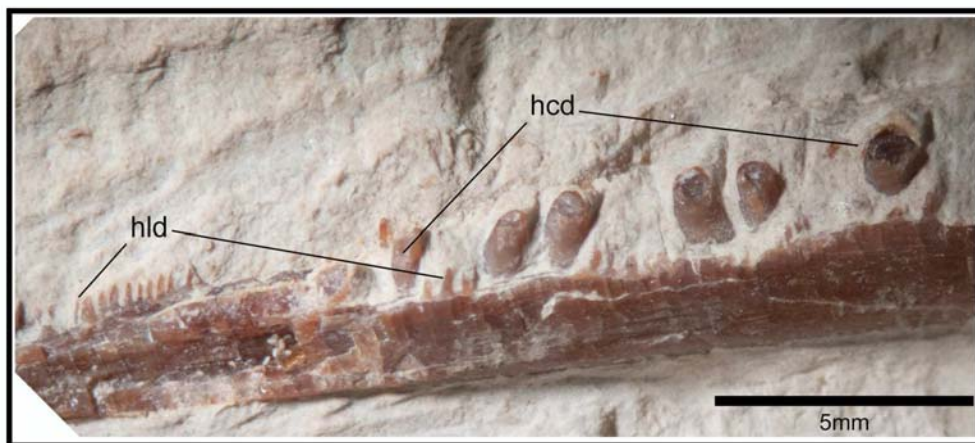




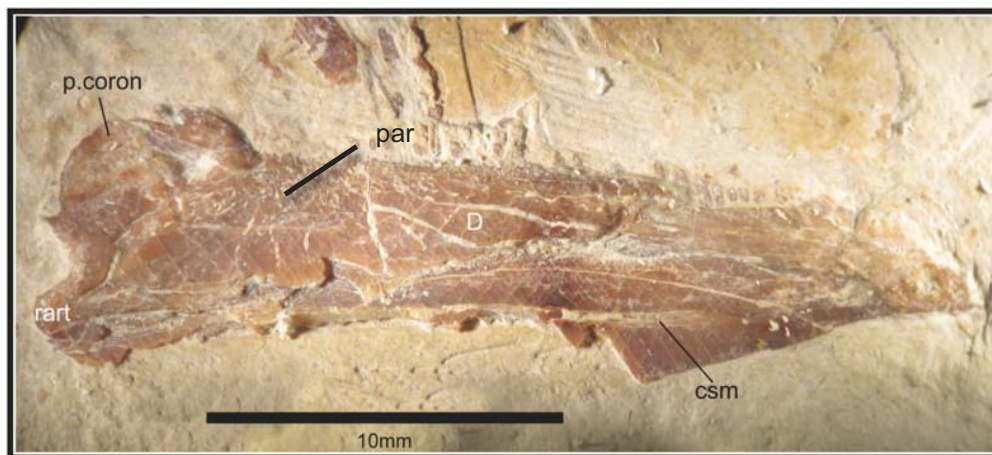
**Figura 4.64:** detalle de los infraorbitales de *Belonostomus* nov. sp. B (MOZ-Pv 1536). Abreviaturas: **lo** infraorbitales; **csio**, canal sensorial infraorbital; **d.sup.**, denticulos dorsales del infraorbital; **m.inf.**, muesca inferior del infraorbital.



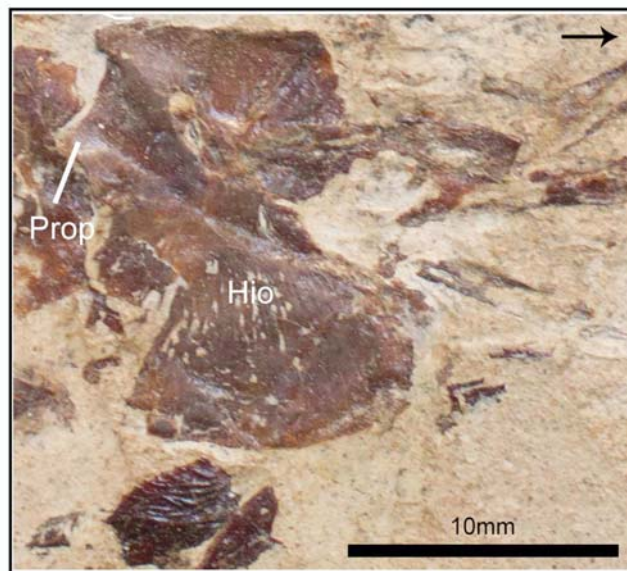
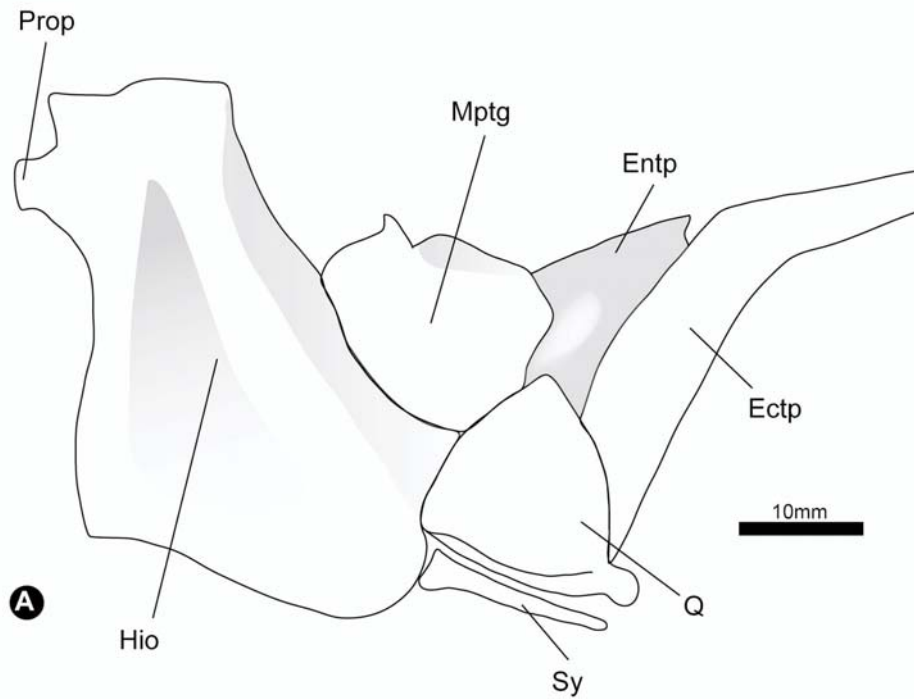
**Figura 4.65:** *Belonostomus* nov. sp. B (MOZ-Pv 1536) Fotografía del maxilar. Abreviaturas: **ldMx**, lámina dorsal del maxilar; **lo**, infraorbital; **e.ant.**, escotadura anterior de la lámina dorsal; **e.post.**, escotadura posterior de la lámina dorsal. La flecha indica el sector anterior.



**Figura 4.66:** *Belonostomus* nov. sp. B (MOZ-Pv 3642, Holotipo). Fotografía de detalle del predentario. Abreviaturas: **hld**, dientes de la hilera lateral; **hcd**, dientes de la hilera central o medial.

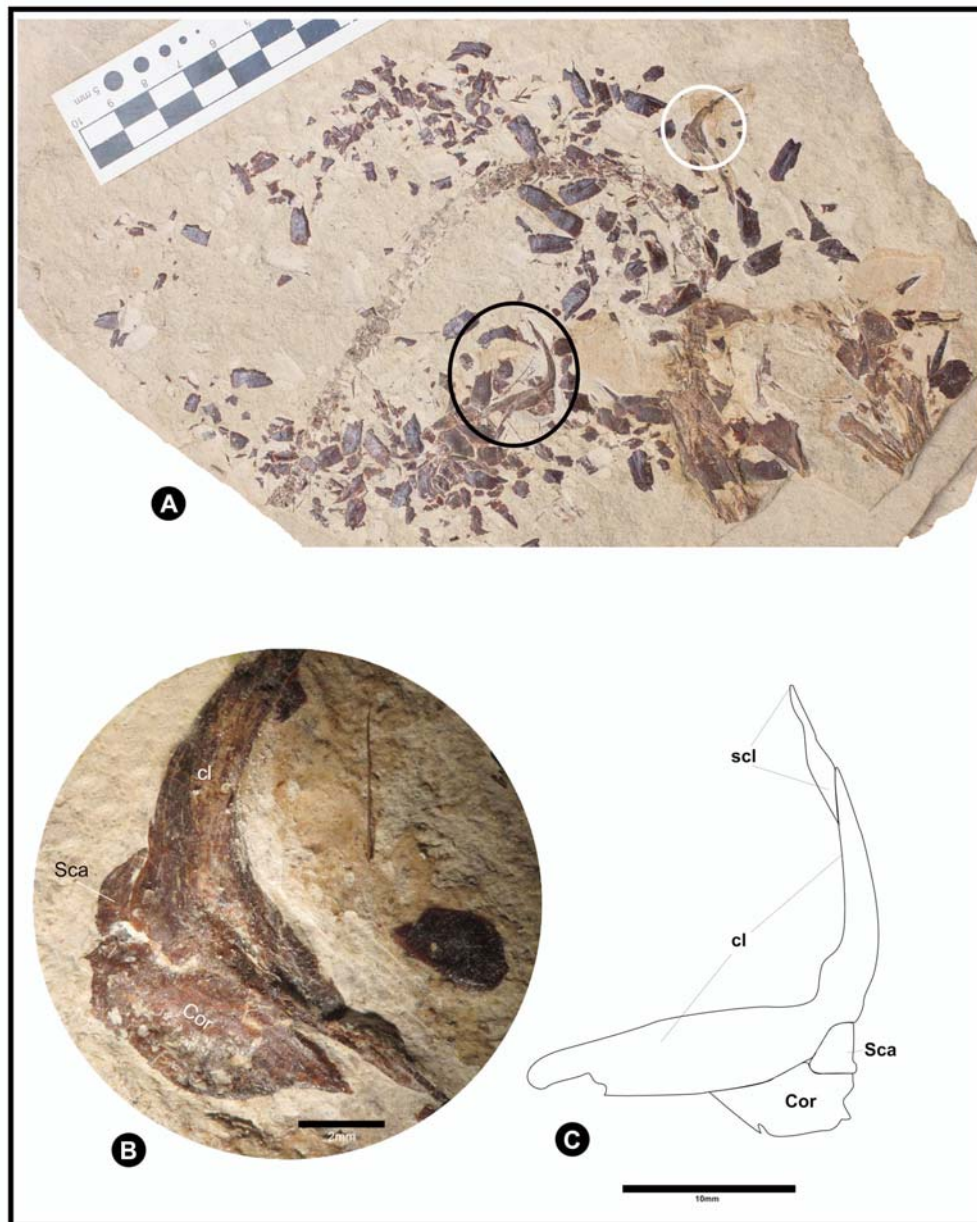


**Figura 4.67:** *Belonostomus* nov. sp. B (MOZ-Pv 3642, Holotipo). Fotografía del dentario derecho. Abreviaturas: **D**, dentario, **rart**, retroarticular; **csm**, canal sensorial mandibular; **p. coron**, proceso coronoideo; **par**, prearticular.

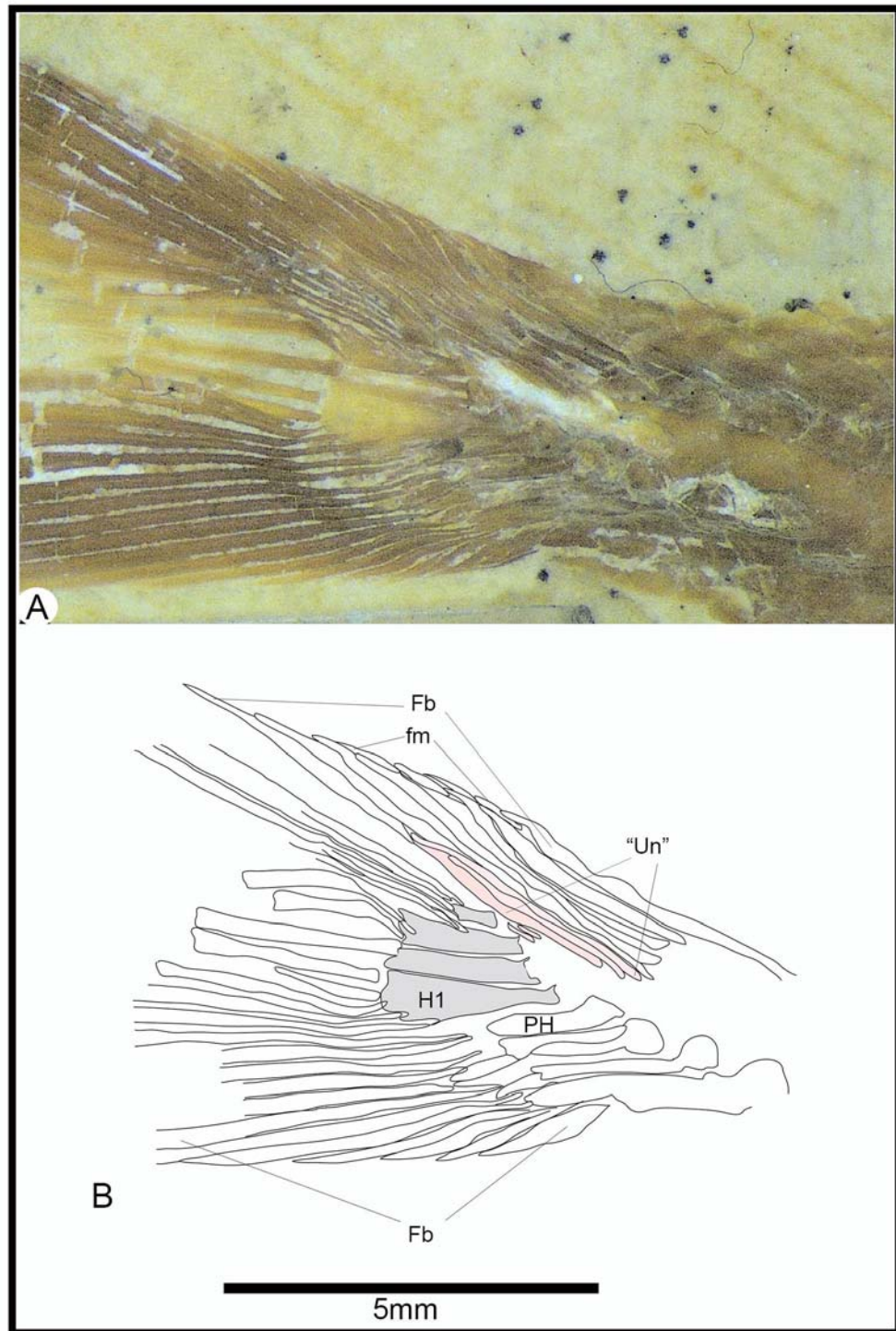


**Figura 4.68:** aparato suspensorio de los Aspidorhynchiformes. **A-** Esquema del suspensorio de *Vinctifer comptoni* (Modificado de Brito 1992); **B-** Hiomandibular de *Belonostomus* nov. sp. B (MOZ-Pv 1769B). Abreviaturas: **Prop**, proceso opercular; **Mtg**, metapterigoides; **Entp**, entopterigoides; **Ectp**, ectopterigoides; **Hio**, hiomandibular; **Sy**, simplético; **Q**, cuadrado.

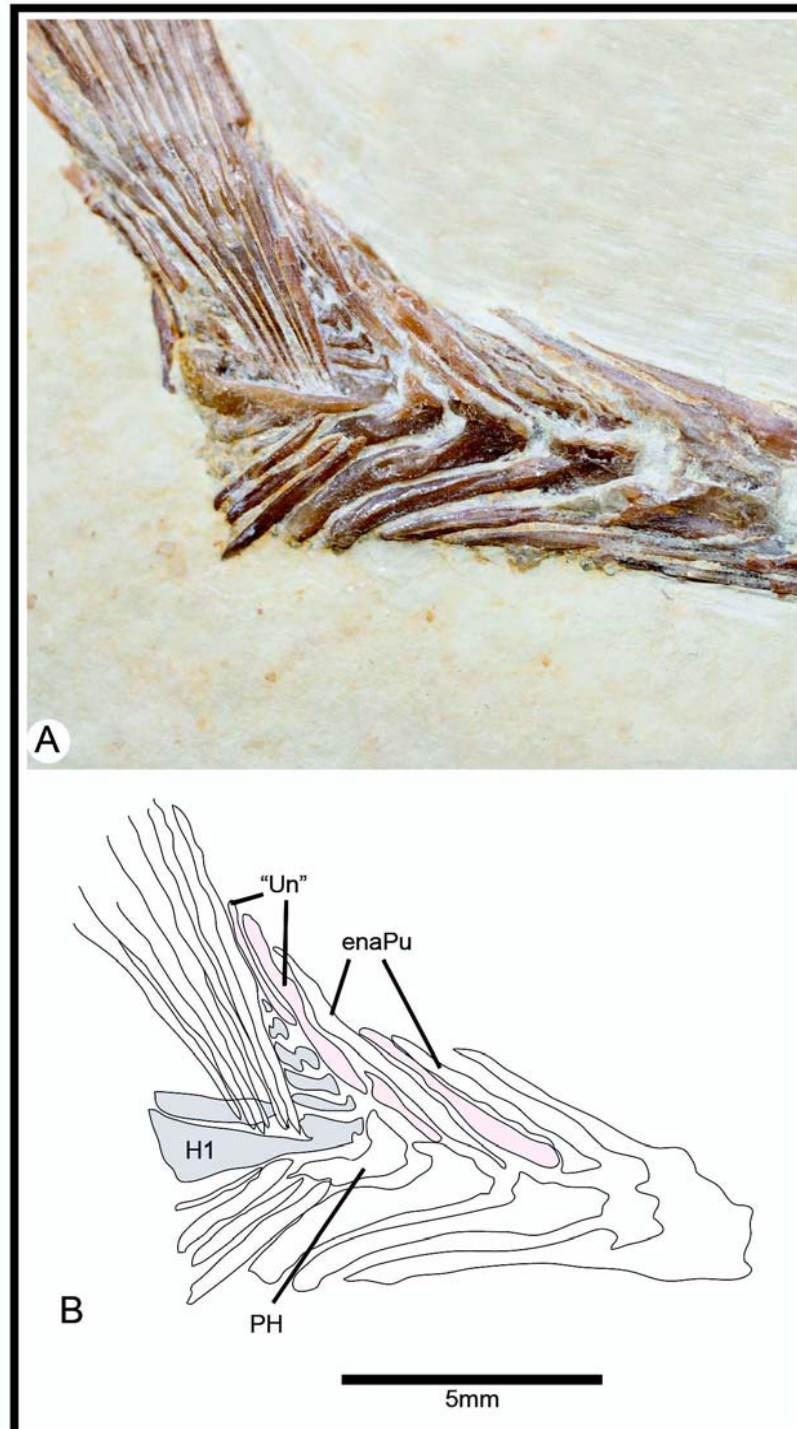




**Figura 4.69:** *Belonostomus* nov. sp. B (MOZ-Pv 1769b). **A-** Ejemplar completo, **B-** Detalle de la cintura pectoral (círculo blanco), **C-** Dibujo interpretativo de la cintura escapular (elipse negra). Abreviaturas: **cl**, cleitro; **Cor**, coracoides; **Sca**, escápula; **scl**, supracleitro.

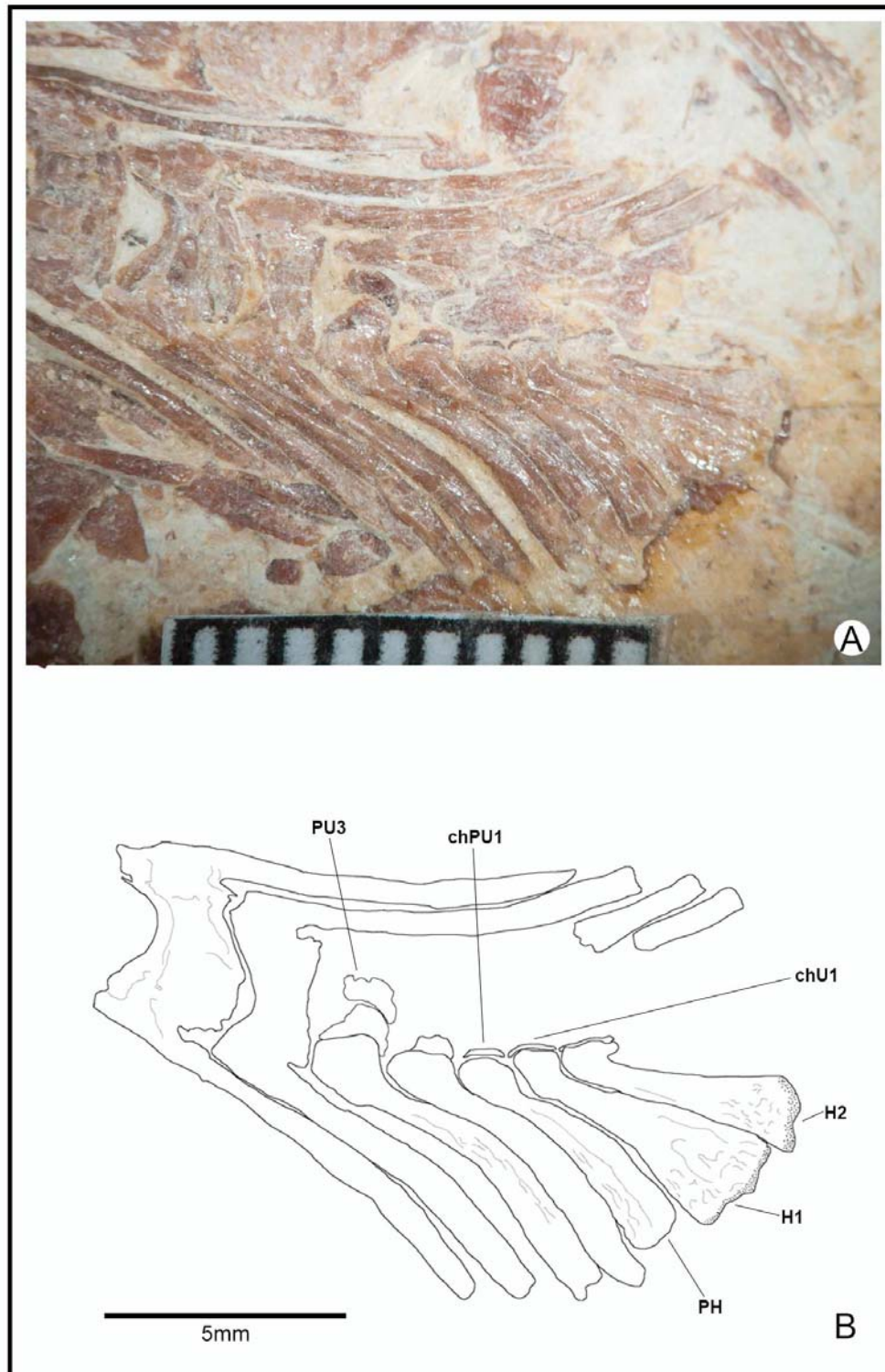


**Figura 4.70:** *Aspidorhynchus* sp. (JMSOS 3261). **A-** Fotografía del ejemplar. **B-** Esquema e interpretación de las estructuras observadas en A. Abreviaturas: **Fb**, fulcra basal; **PH**, prehipural; **"Un"**, "uroneurales" ; **fm**, fulcra marginal (=fringing fulcra); **H1** hipural 1.

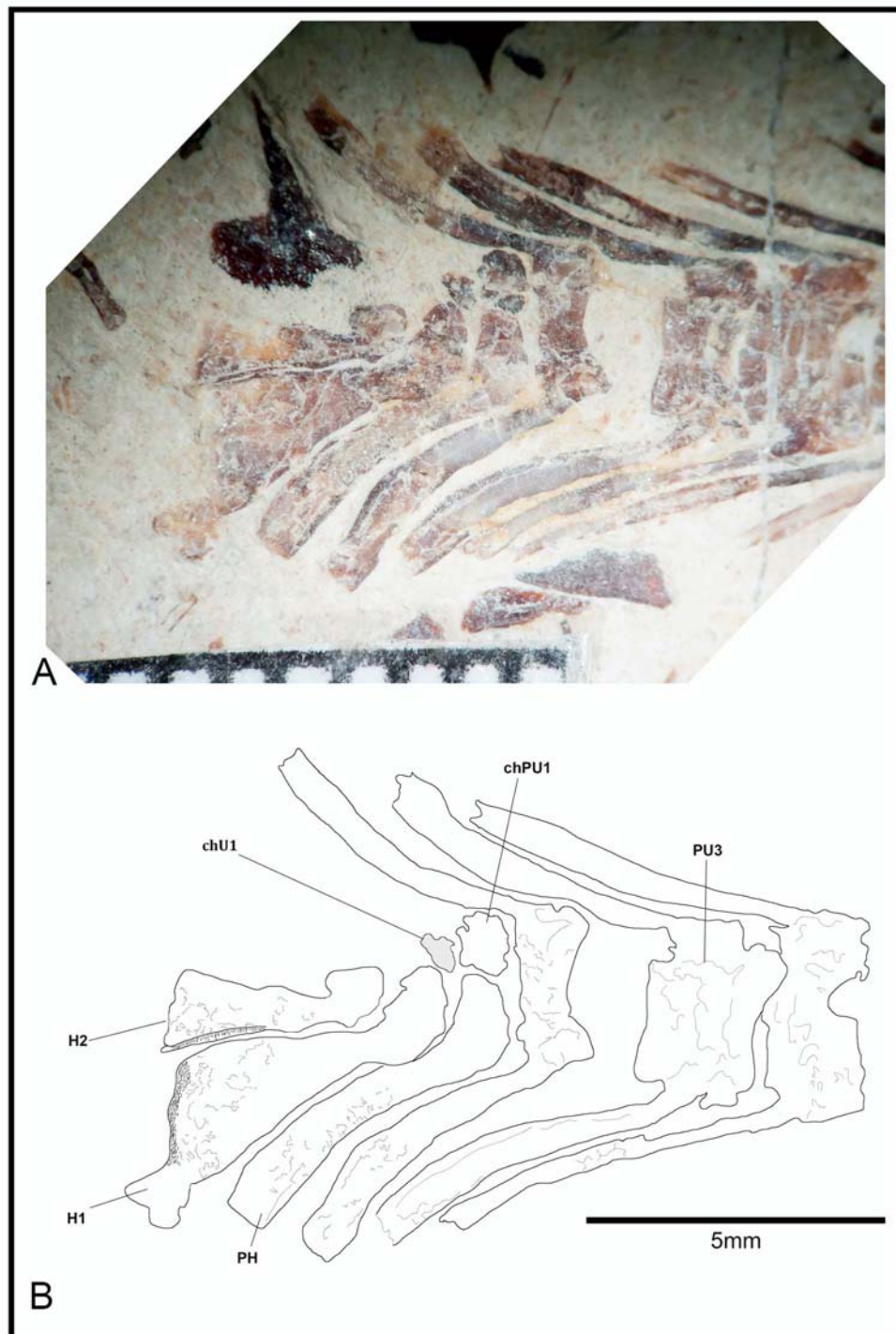


**Figura 4.71:** *Aspidorhynchus* sp. (JMSOS 3343). **A-** Fotografía del ejemplar. **B-** Esquema e interpretación de las estructuras observadas en A. Abreviaturas: **PH**, prehipural; **“Un”**, “uroneurales”; **enaPu**, espina neural del centro preural; **H1** hipural 1.



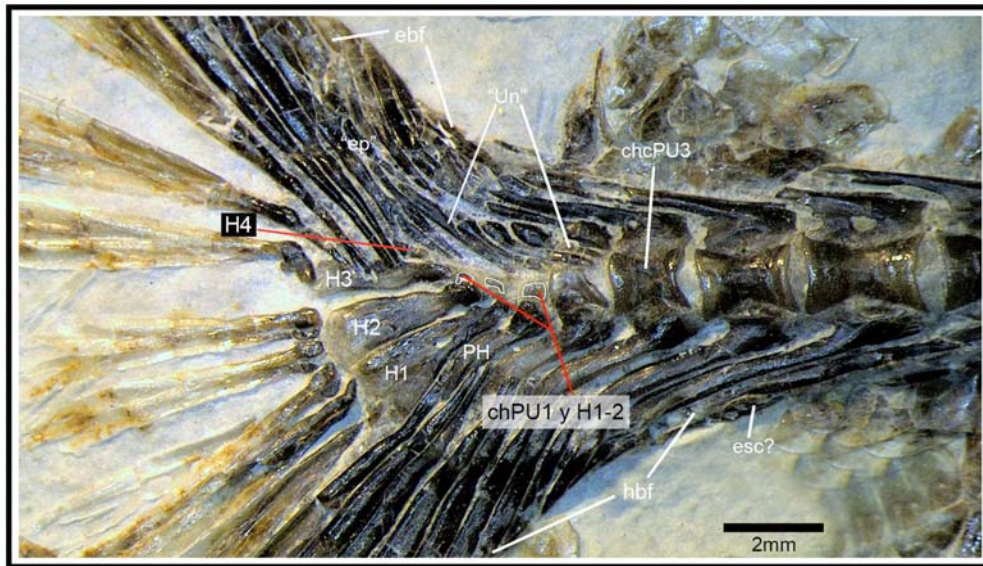


**Figura 4.72:** *Belonostomus* nov. sp. B (MOZ-Pv 3642, Holotipo). **A-** Fotografía del esqueleto caudal. **B-** Esquema interpretativo de A. Abreviaturas: **PU3**, centro preural 3; **H1** y **H2**, hipurales 1 y 2 respectivamente; **PH**, prehipural; **chPU1**, cordacento del centro preural 1; **chU1**, cordacento del centro ural 1.

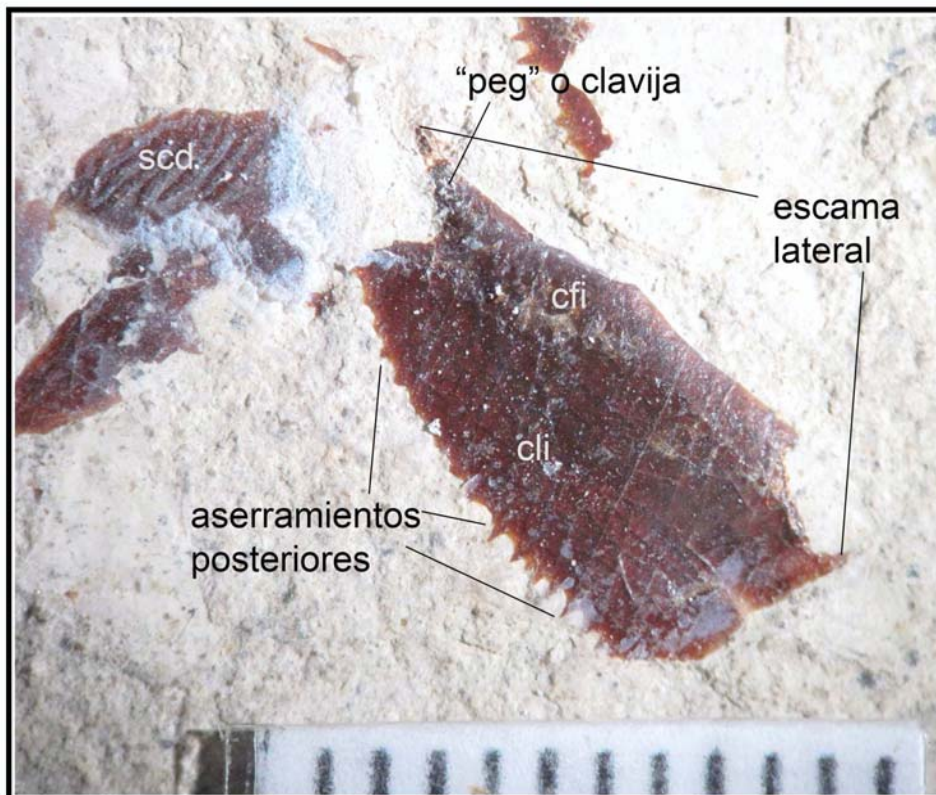


**Figura 4.73:** *Belonostomus* nov. sp. B (MOZ-Pv 1763). **A-** Fotografía del esqueleto caudal. **B-** Esquema interpretativo de A. Abreviaturas: **PU3**, centro preural 3; **H1** y **H2**, hipurales 1 y 2 respectivamente; **PH**, prehipural; **chPU1**, cordacentro del centro preural 1; **chU1**, cordacentro del centro ural 1.



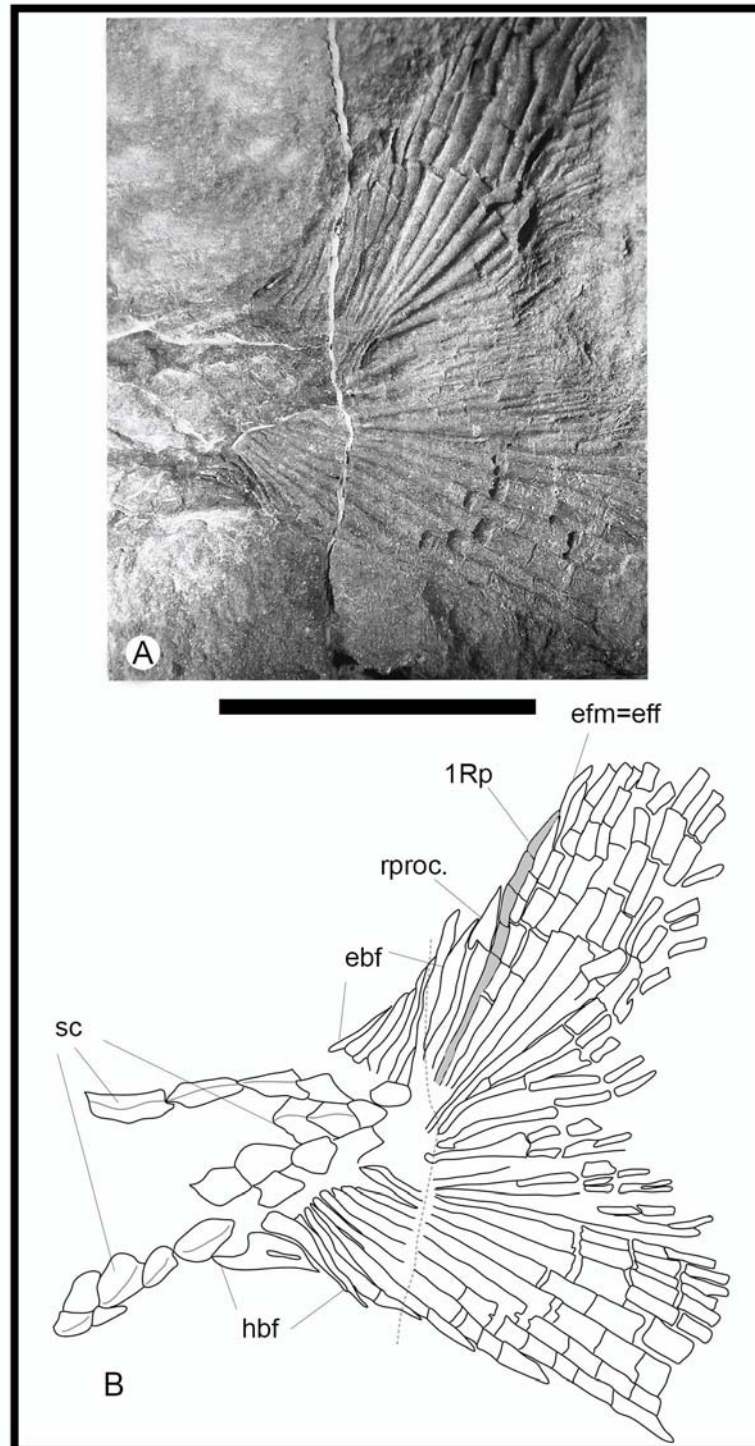


**Figura 4.74:** *Belonostomus tenuirostris* (JM SOS 2844). Fotografía del esqueleto caudal. Abreviaturas: **H1**, hipural 1; **PH**, prehipural; **chcPU**, cordocentro del centro preural; **Un**, "uroneurales"; **ep**, epurales; **Fb**, fulcrum basal; **esc?**, escudo ventral?.

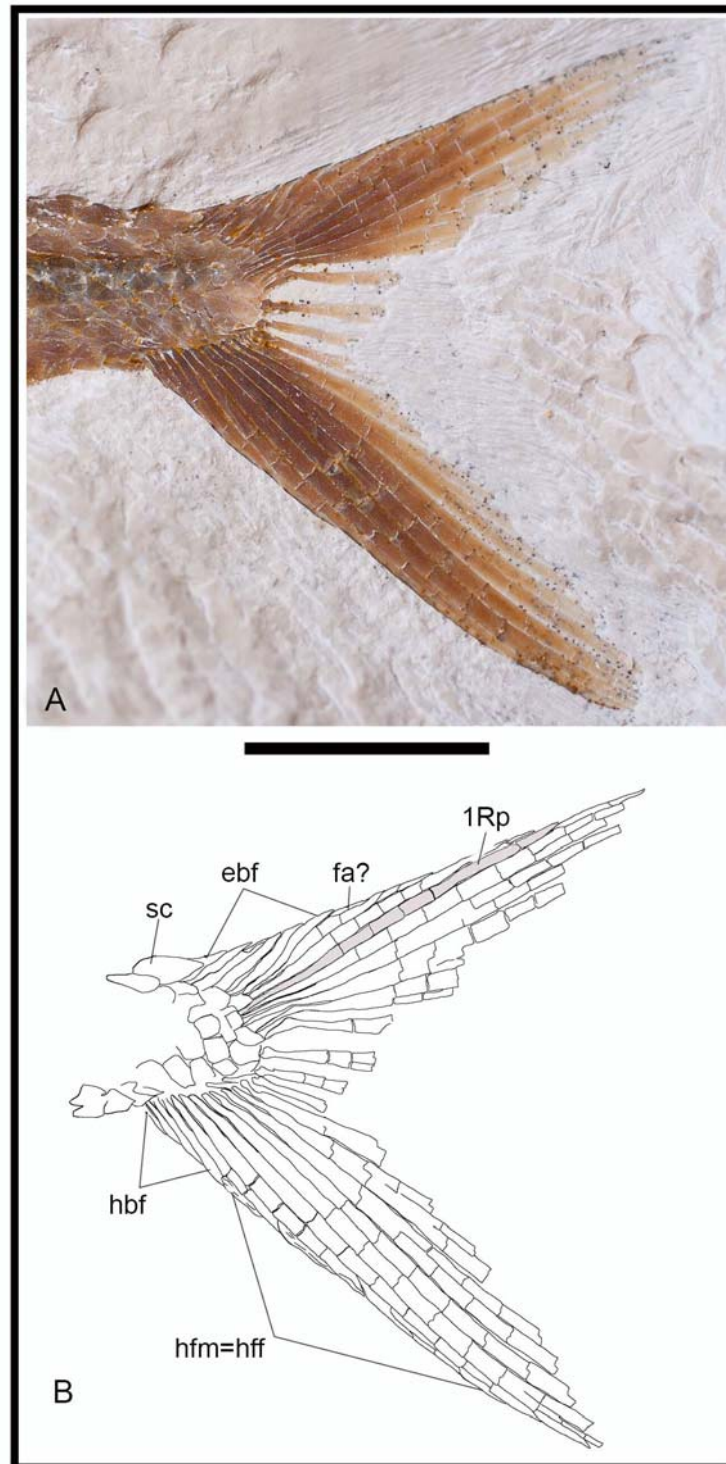


**Figura 4.75:** *Belonostomus* nov. sp. B (MOZ-Pv 1769b) Fotografía de escamas. Abreviaturas: **cli**, campo libre o posterior de la escama; **cfi**, campo fijo o anterior de la escama; **scd**, escama dorsal del cuerpo.





**Figura 4.76:** "*Pholidophorus argentinus*" (MLP39-VI-30-4). **A-** Fotografía del material tipo. **B-** Esquema interpretativo de A. Abreviaturas: **sc**, escamas; **hbf**, fulcra basal hipoaxial; **ebf**, fulcra basal epiaxial; **rproc.**, radio procurrente; **1Rp**, primer radio principal; **efm**, fulcra marginal (=fringing fulcra) epiaxial. Escala 10mm.

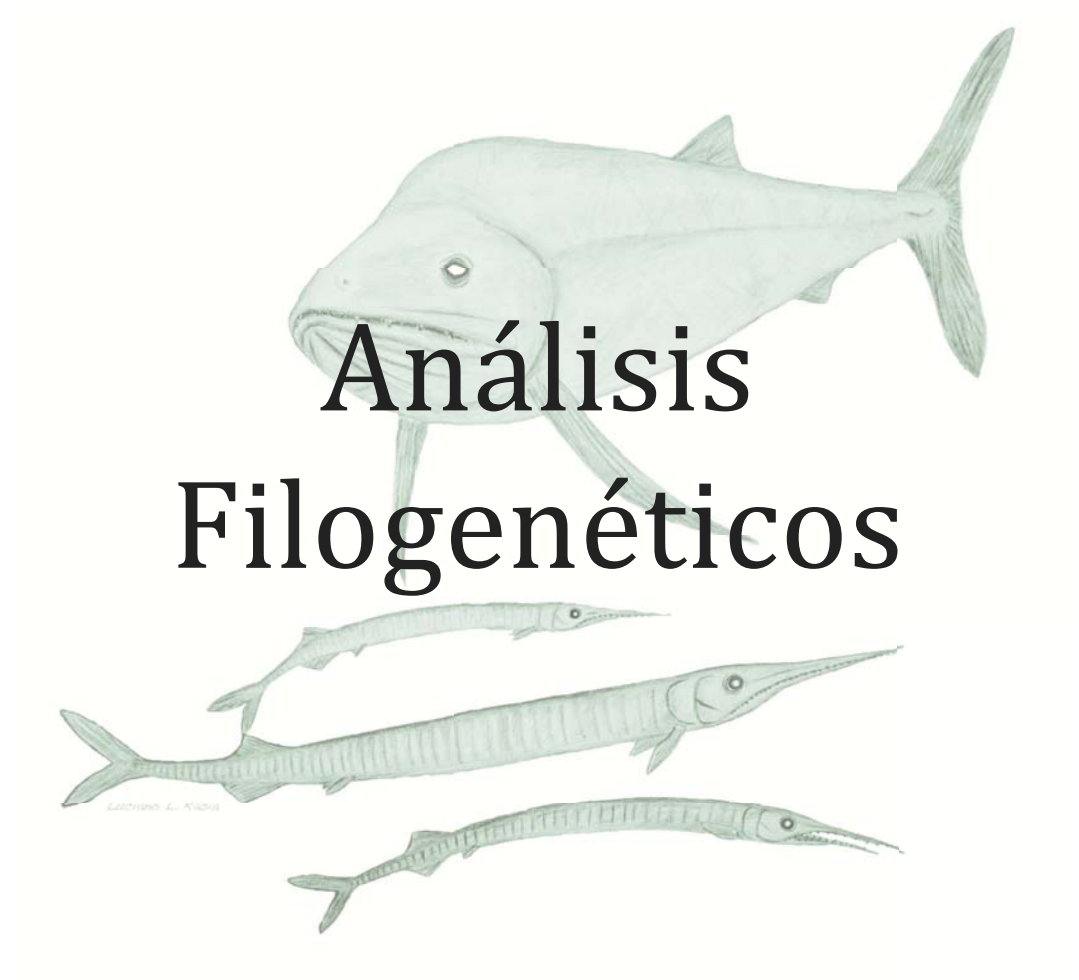


**Figure 4.77:** cf. *Belonostomus* sp. (JM ETT 117) aleta caudal. **A-** Fotografía. **B-** Esquema interpretativo de A. Abreviaturas: **sc**, escudo; **ebf**, fulcra basal epiaxial; **hbf**, fulcra basal hipoaxial; **1Rp**, primer radio principal; **fa?**, fulcra accesoria?; **hfm**, fulcra marginal hipoaxial (=fringing fulcra hipoaxial). Escala 10mm

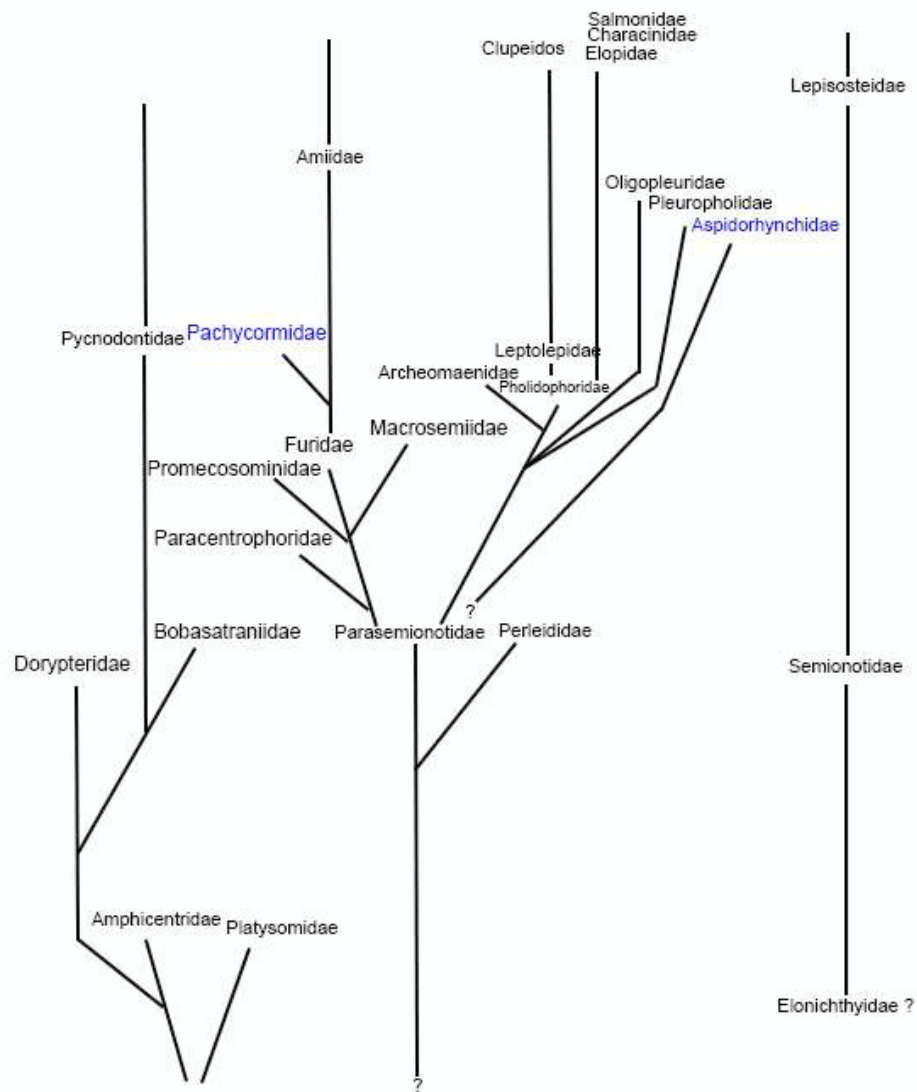
---

## Capítulo 5

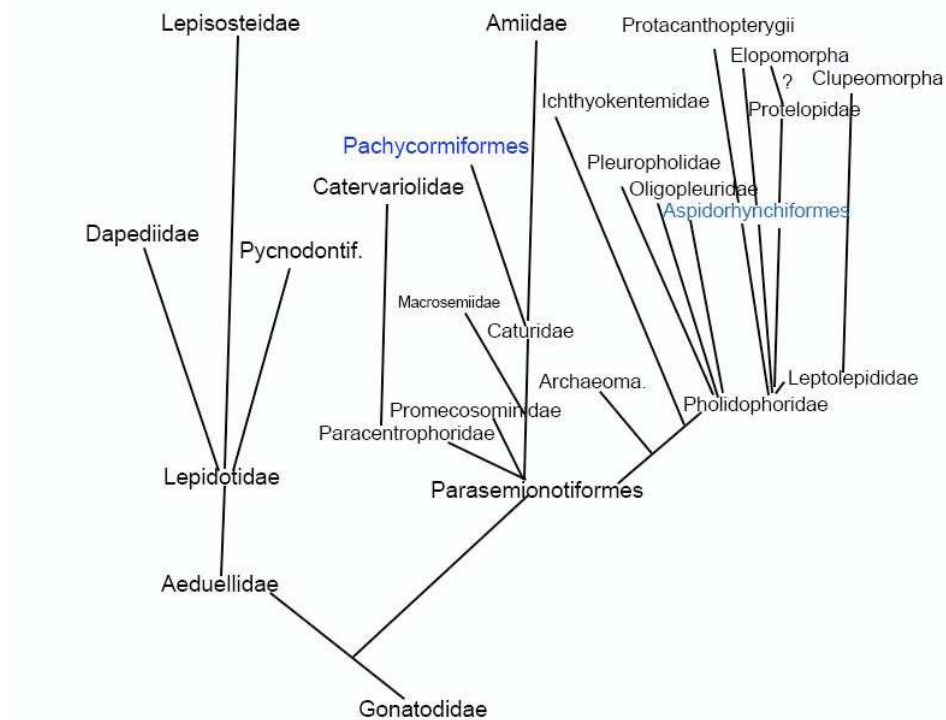
---



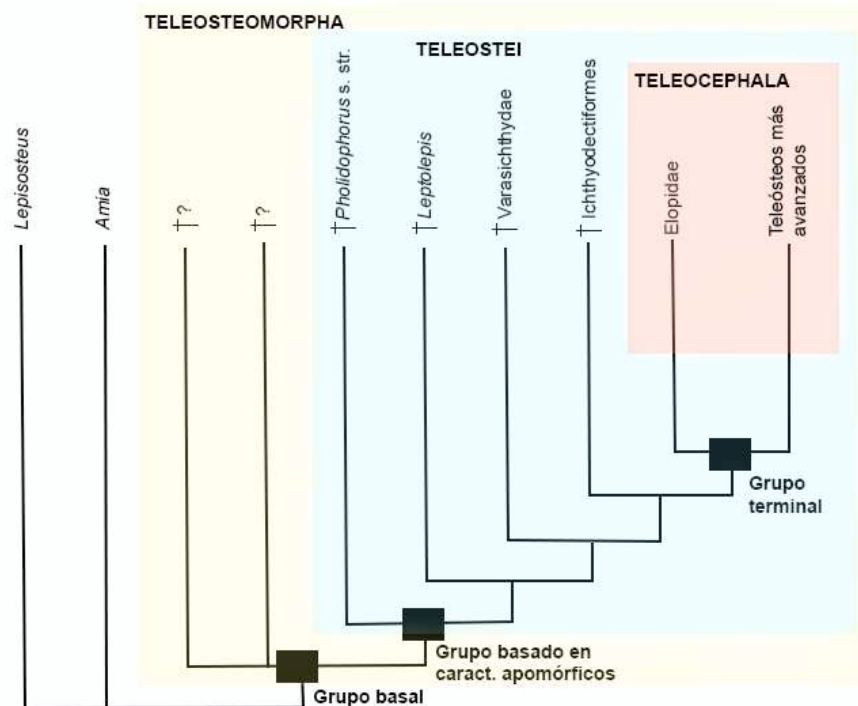
# Análisis Filogenéticos



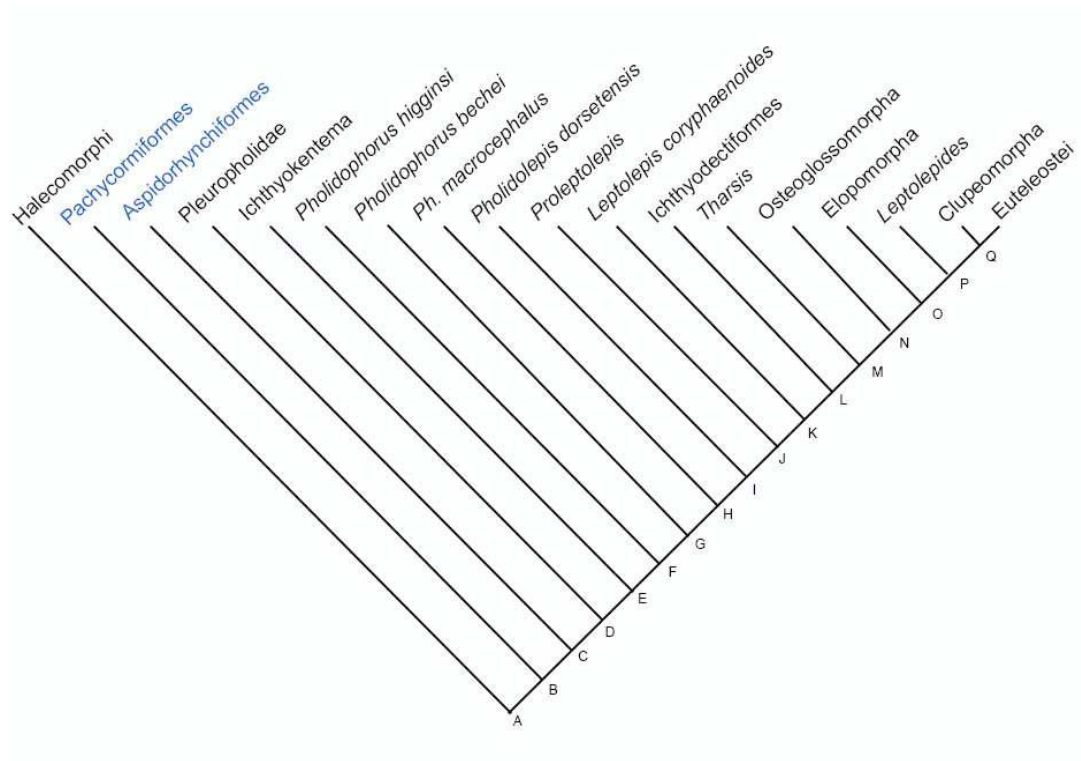
**Figura 5.1:** hipótesis de las relaciones filogenéticas de los actinopterigios. (Modificado de Gardiner 1960, fig. 79).



**Figura 5.2:** hipótesis de las relaciones filogenéticas de los actinopterygios. (Modificado de Gardiner 1967).

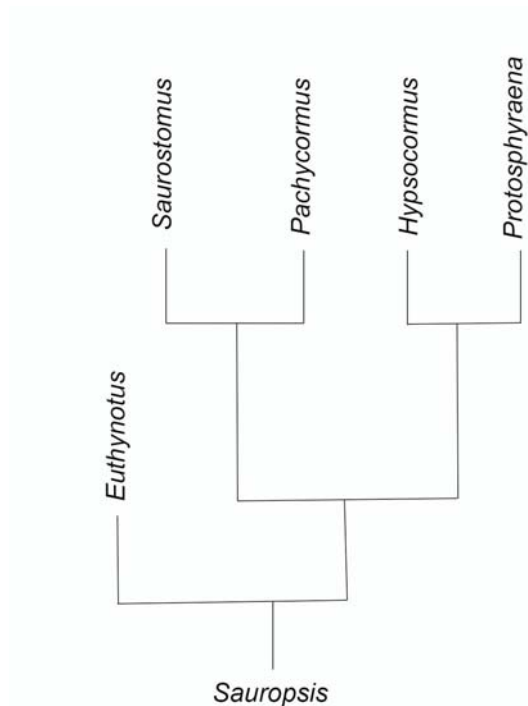


**Figura 5.3:** hipótesis de las relaciones filogenéticas de los actinopterygios. (Modificado de Arratia 2004 fig. 5). Los dos taxones representados con una cruz corresponderían a aspidorrínquidos y paucicórmidos.

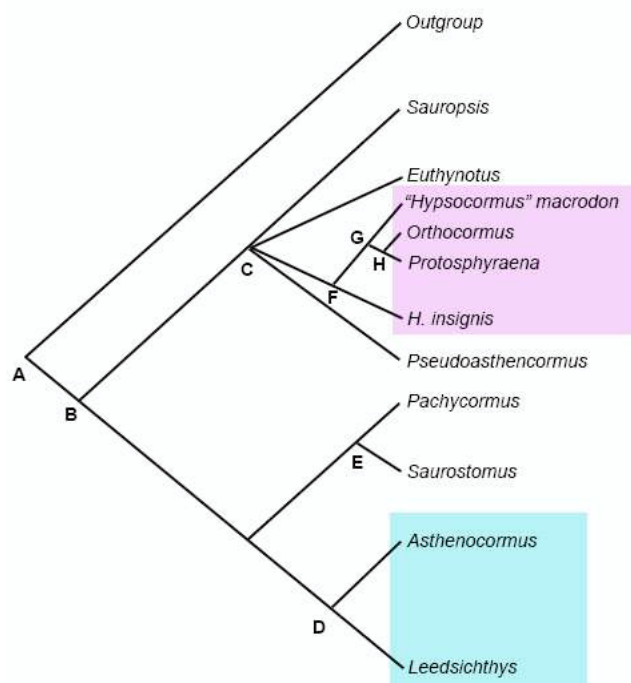


**Figura 5.4:** hipótesis de relaciones filogenéticas de algunos actinopterigios fósiles y vivientes (Modificado de Patterson 1977 fig. 19). Los nodos N-Q representan formas vivientes.

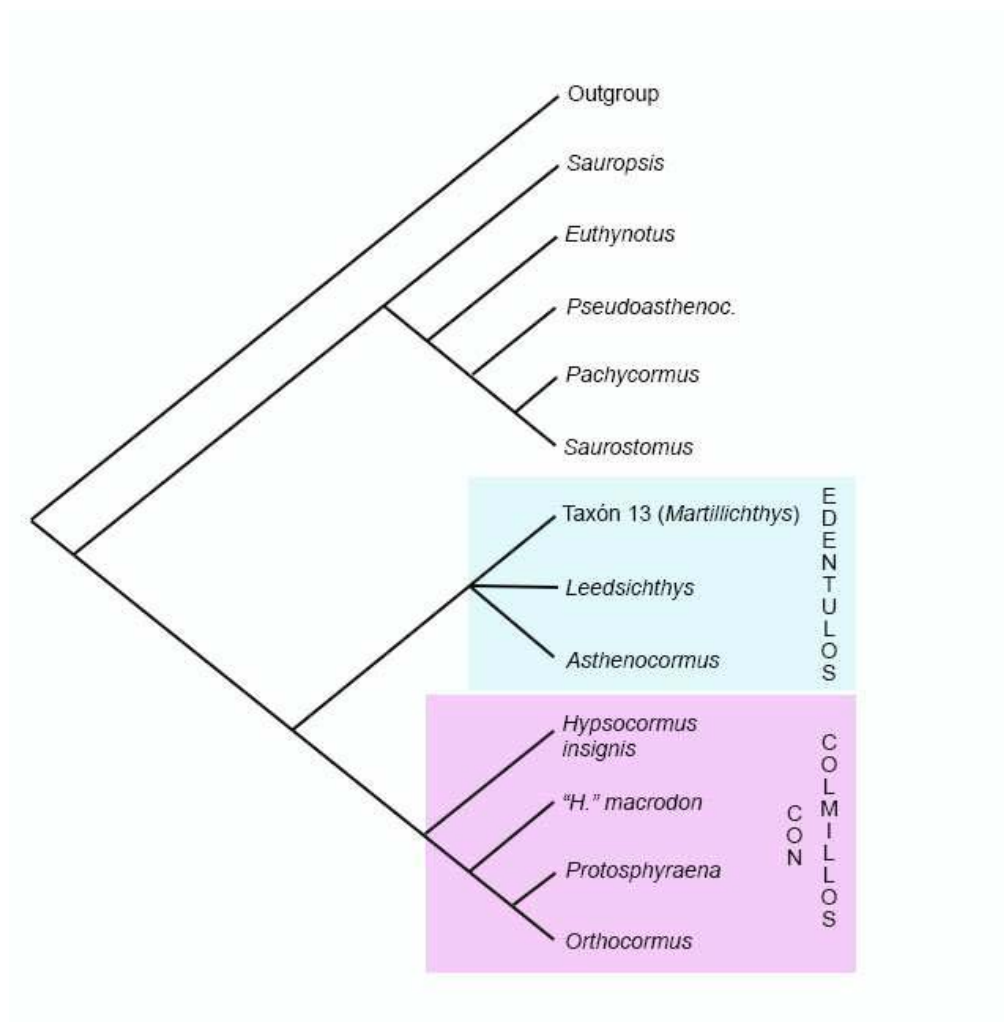




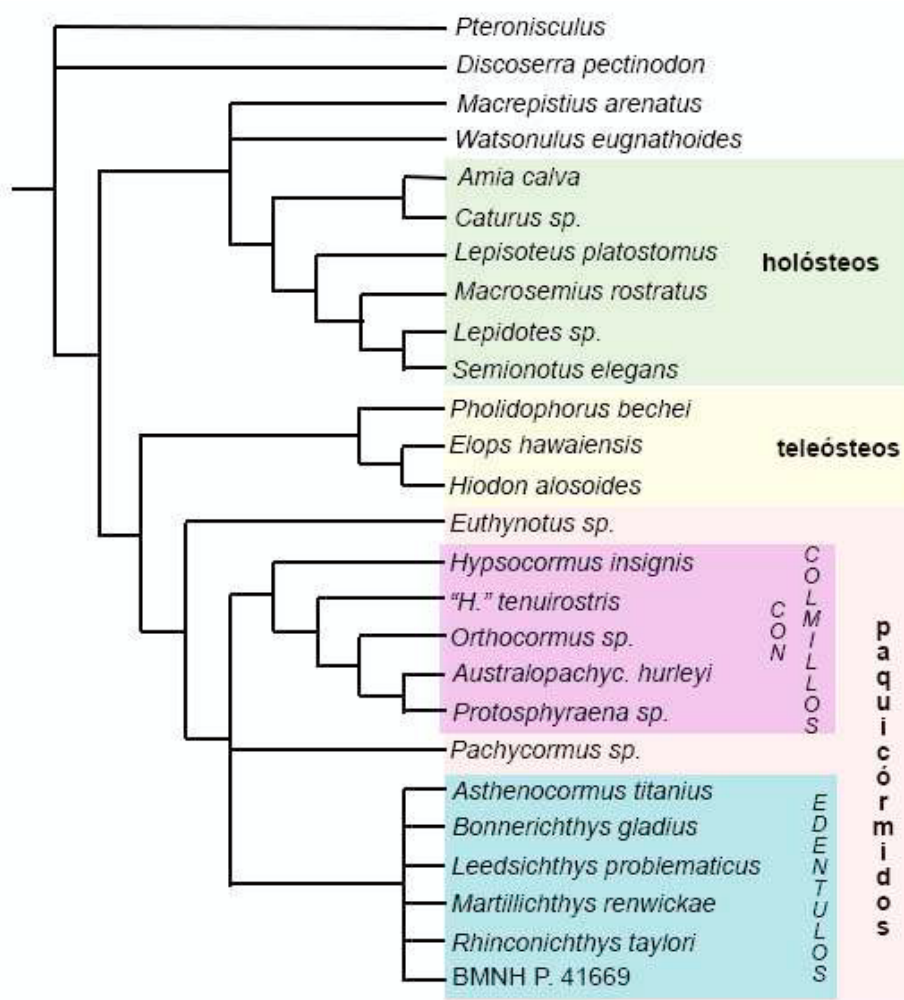
**Figura 5.5:** hipótesis de las relaciones filogenéticas entre los miembros del orden Pachycormiformes (Modificado de Mainwaring 1978 fig 30).



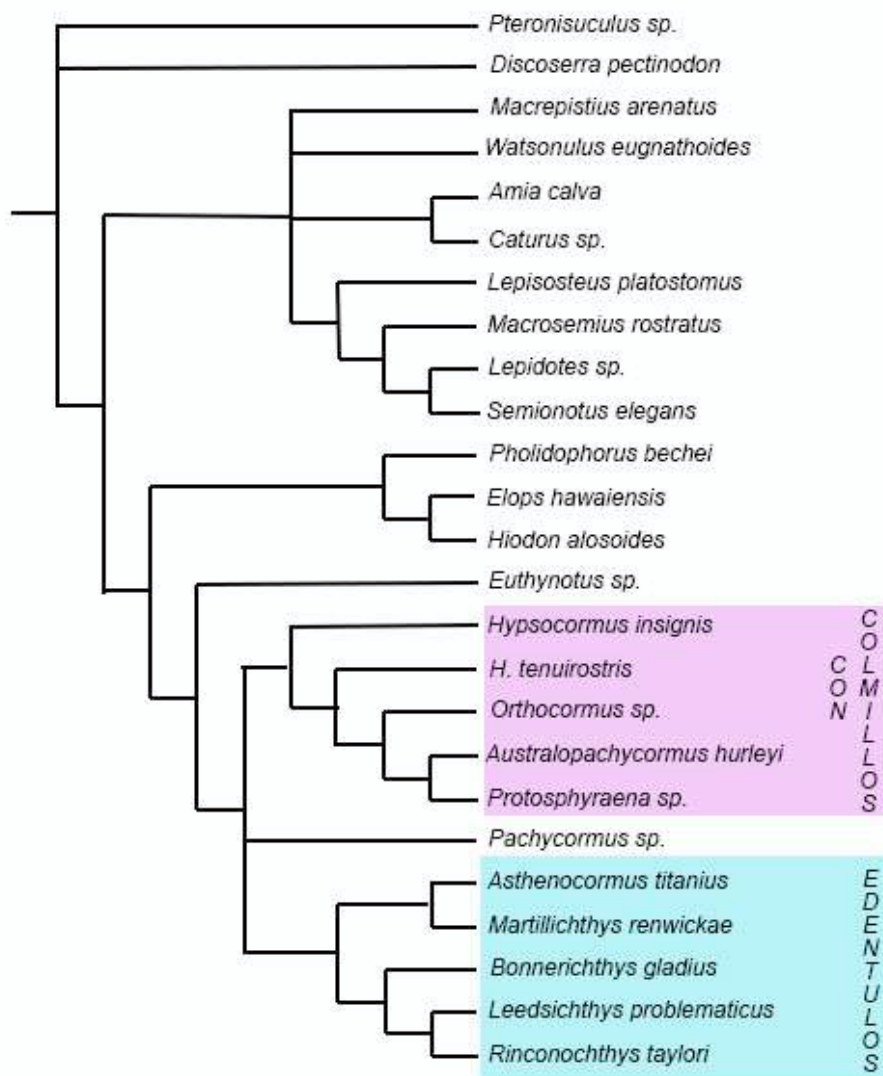
**Figura 5.6:** hipótesis de las relaciones filogenéticas entre los miembros del orden Pachycormiformes incluyendo un mayor número de géneros (Modificado de Lambers 1992 fig. 23).



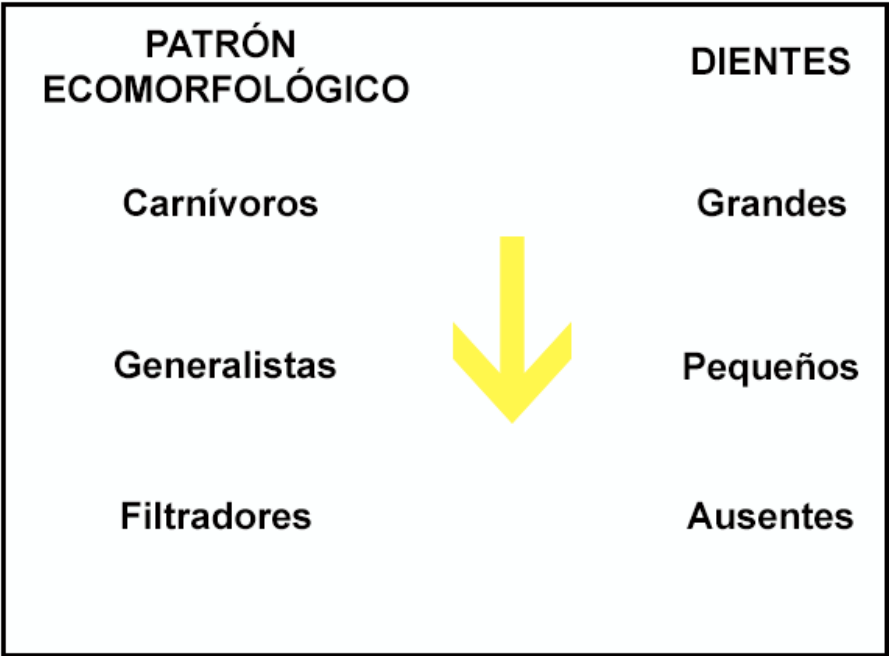
**Figura 5.7:** hipótesis de las relaciones filogenéticas de ciertos miembros del orden Pachycormiformes (Modificado de Liston 2006 fig. 5.13). Nótese los dos grupos uno reuniendo a las formas edéntulas filtradoras de grandes dimensiones y otro con formas piscívoras de mediano tamaño.



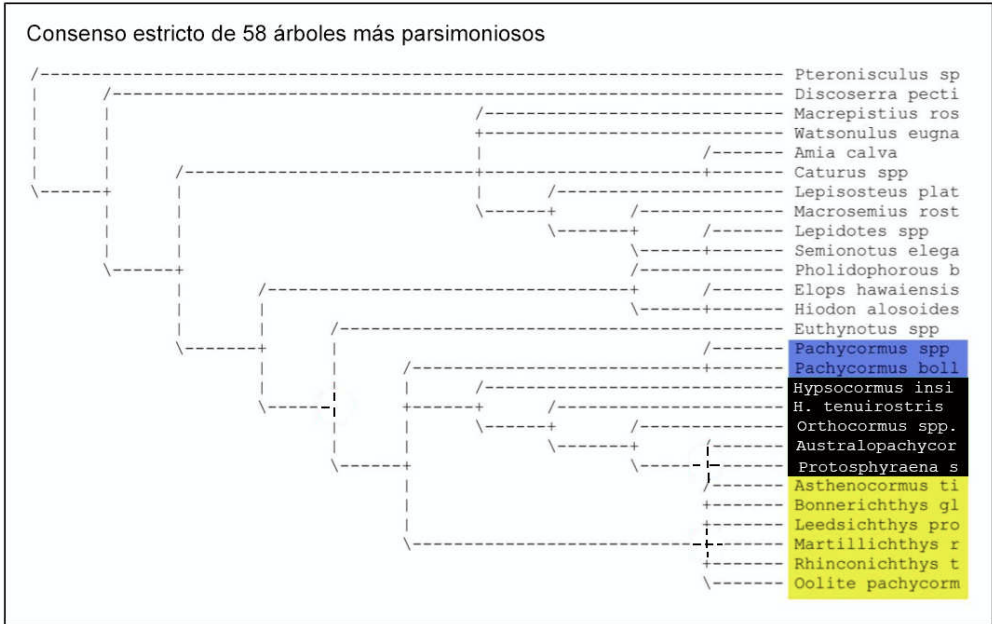
**Figura 5.8:** Hipótesis de las relaciones filogenéticas de algunos actinopterigios fósiles y vivientes. Los Pachycormiformes se observan como un grupo monofilético vinculado con los teleósteos (*Pholidophorus bechei*, *Elops hawaiiensis*, *Hiodon alosoides*). Modificado de Friedman *et al.* (2010 fig. S12).



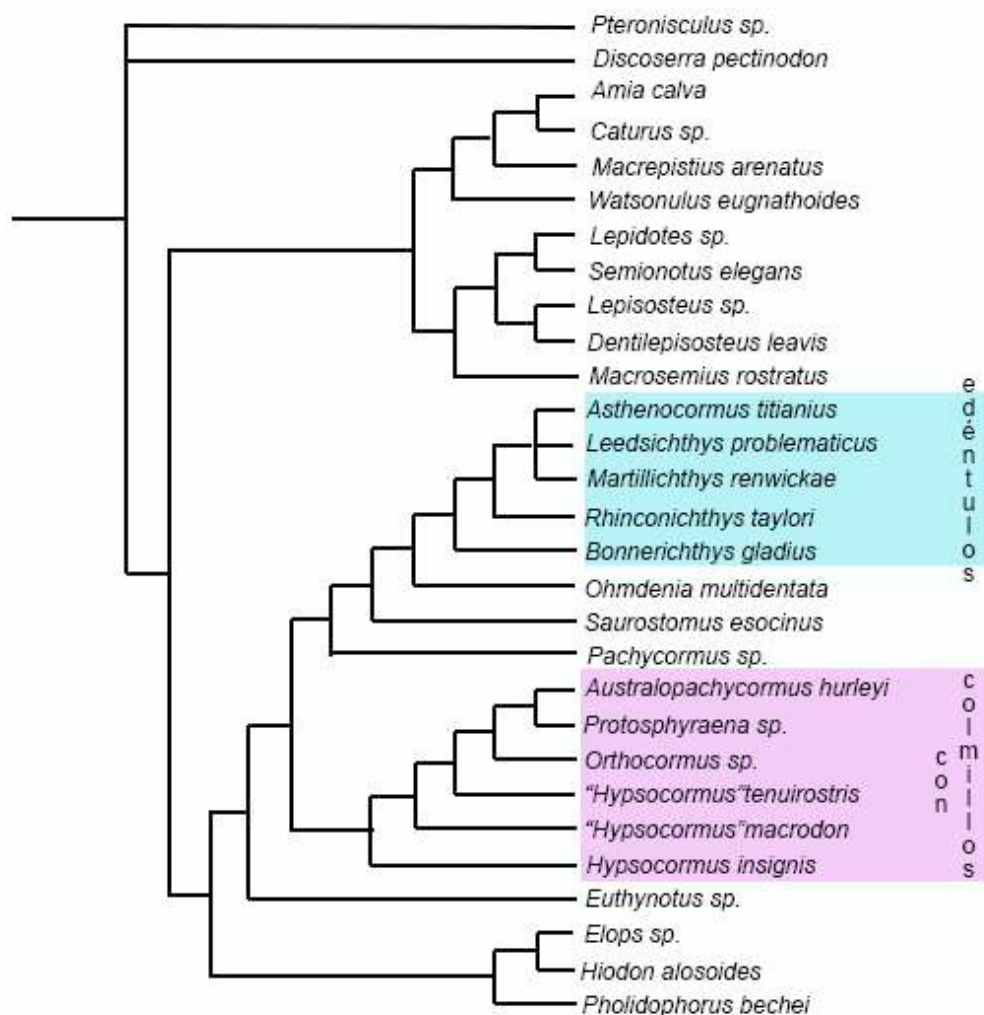
**Figura 5.9:** hipótesis de las relaciones filogenéticas de algunos actinopterigios fósiles y vivientes. Los Pachycormiformes se observan como un grupo monofilético vinculado con los teleósteos (*Pholidophorus bechei*, *Elops hawaiiensis*, *Hiodon alosoides*). Nótese que al eliminar el fragmento de cráneo [BMNH P. 41669] el grupo de los paquicórmidos edéntulos queda mejor resuelto. Modificado de Friedman *et al.* (2010 fig. S14).



**Figura 5.10:** correlación entre el tamaño de los dientes y el hábito alimenticio. Modificado de Lindkvist (2012).

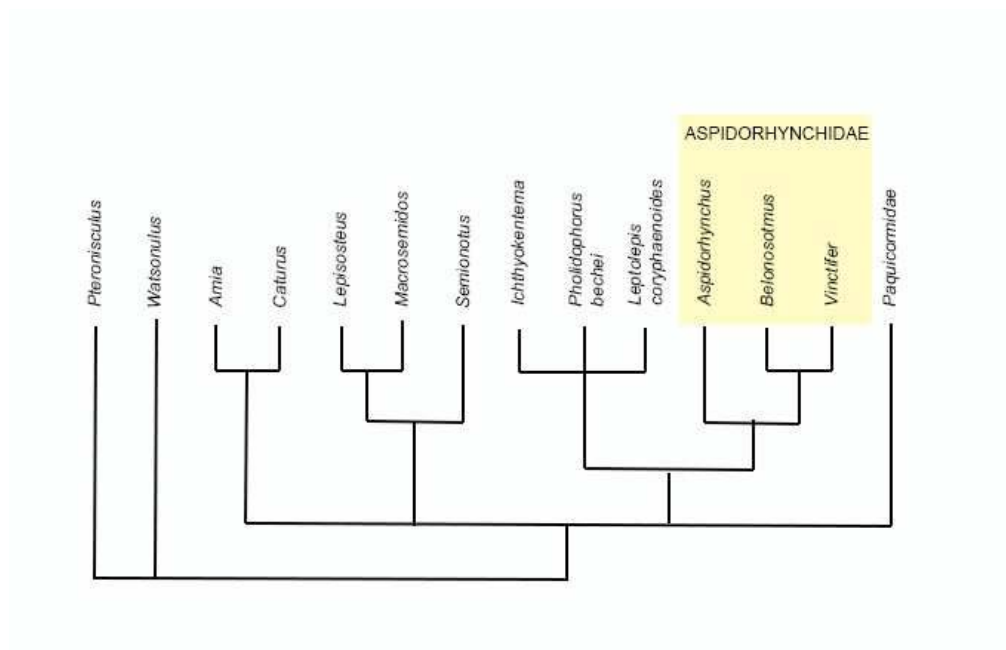


**Figura 5.11:** hipótesis de las relaciones filogenéticas de algunos actinopterygios fósiles y vivientes hallada por Lindkvist (2012). Los distintos subgrupos se observan en color: azul (generalistas), negro (carnívoros), amarillo (filtradores). Modificado de Lindkvist (2012).

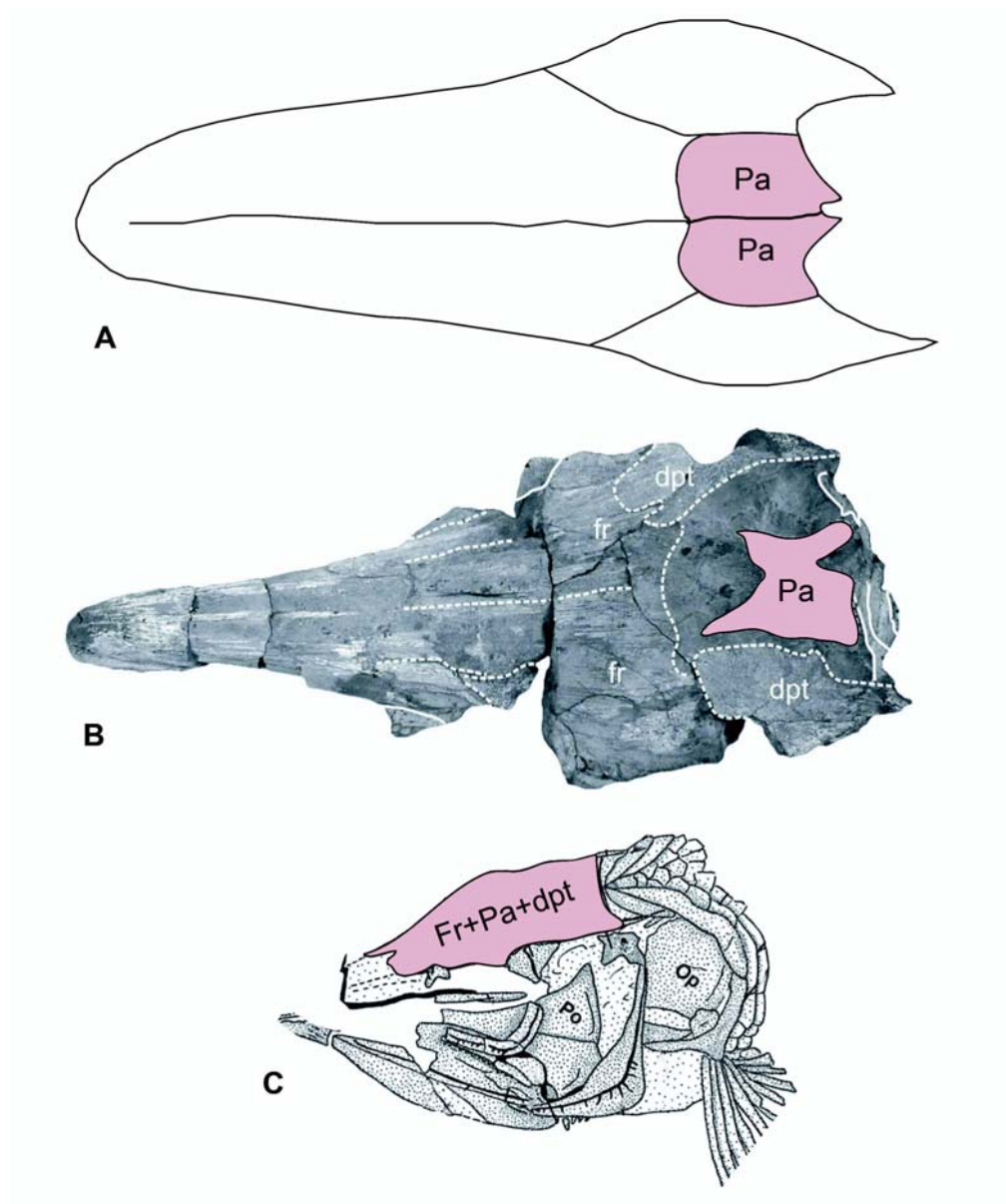


**Figura 5.12:** hipótesis de las relaciones filogenéticas de algunos actinopterygios fósiles y vivientes. Los Pachycormiformes entre los cuales se incluyó la especie *Ohmdenia multidentata* se observan como un grupo monofilético vinculado con los teleósteos (*Pholidophorus bechei*, *Elops hawaiiensis*, *Hiodon alosoides*) y *Ohmdenia* representa el grupo hermano de los paucicórmidos edéntulos. Modificado de Friedman (2012 fig. 2a).

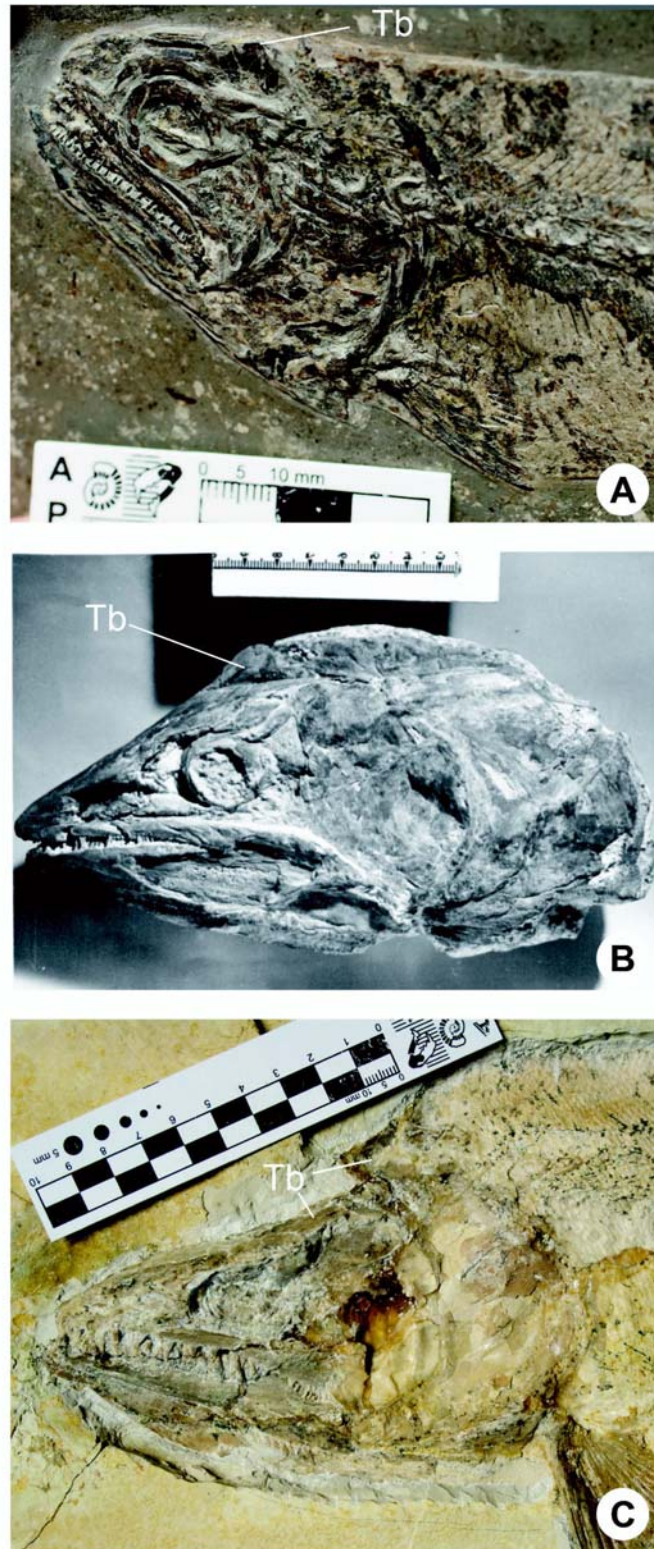




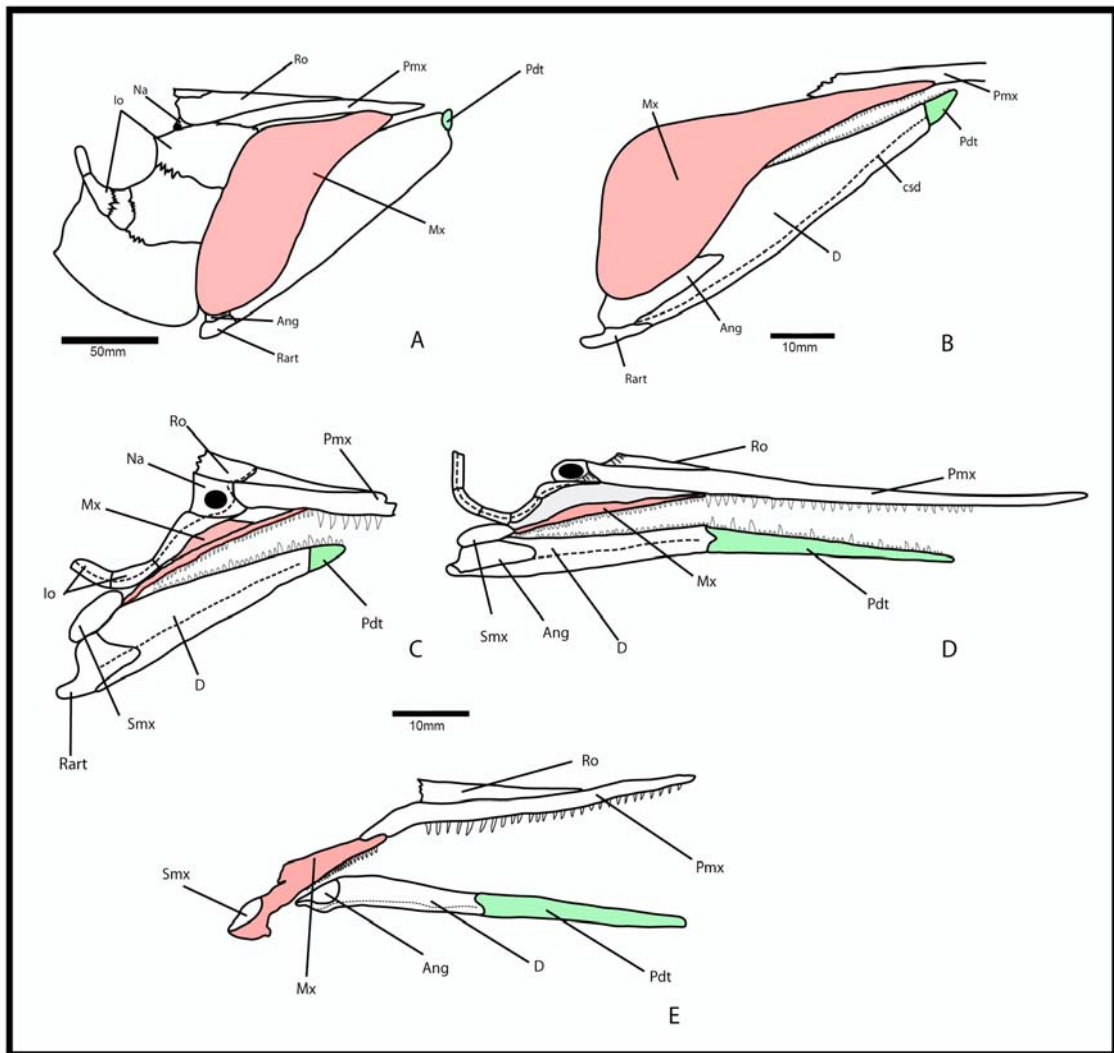
**Figura 5.13:** hipótesis de las relaciones filogenéticas de los Aspidorhynchiformes en el contexto de los Neopterygii (Modificado de Brito 1997 fig. 57).



**Figura 5.14:** carácter 34- Postparietales (=Parietales) **A**-pares, **B**-única osificación, **C**-fusionados con otros huesos. Imágenes no a escala (A-modificado de Lambers 1992, B-modificado de Kear 2007, C-modificado de Brito y Ebert 2009).

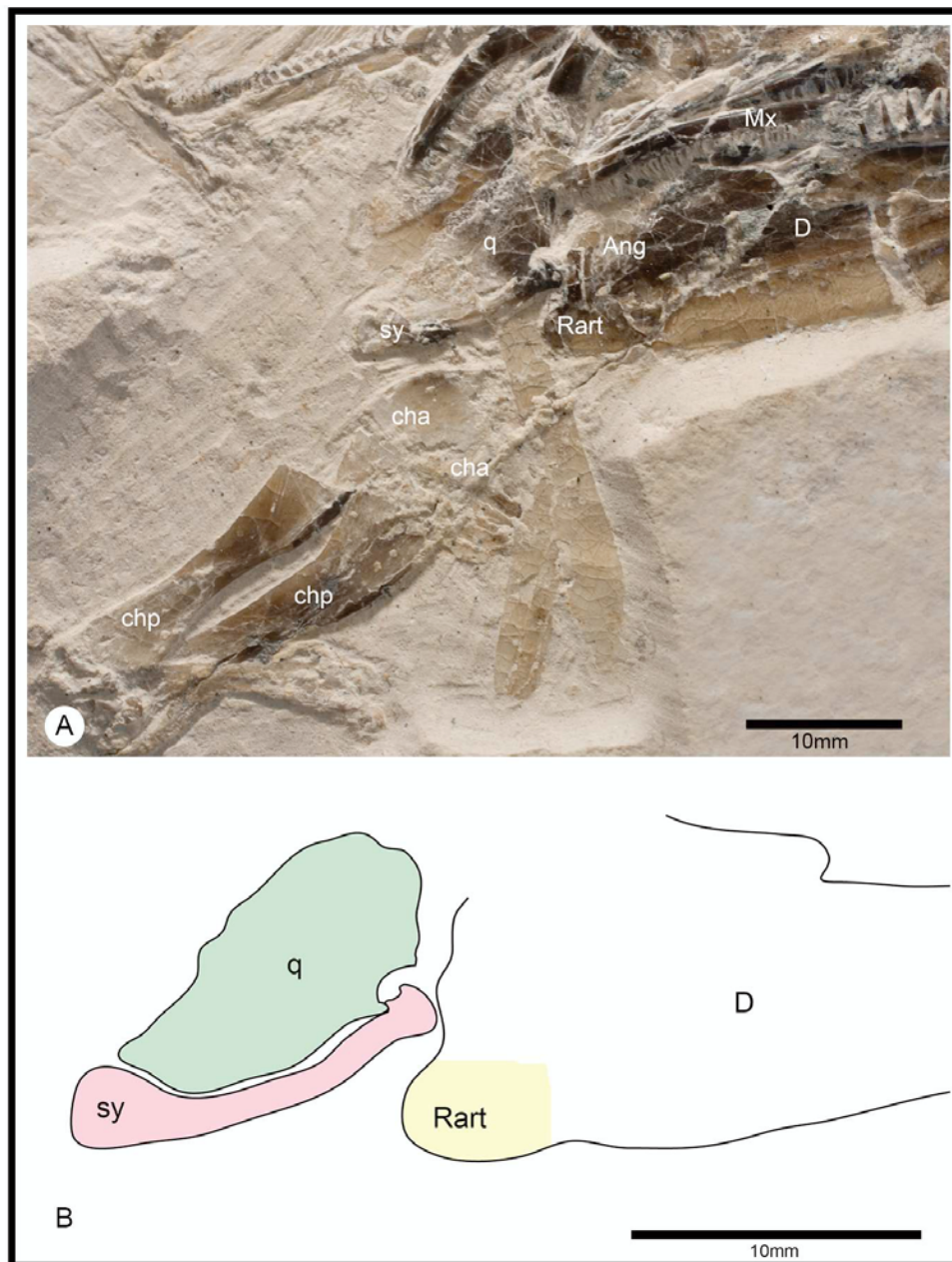


**Figura 5.15:** carácter 37-Complejo temporal **A**-ausente (*Euthynotus incognitus* SMNS 87729), **B**-incipiente (*Pachycormus macropterus* [tomado de Mainwaring 1978], **C**- bien desarrollado (*Hypsocormus* sp. JM SOS 1964 XX III 524). Abreviaturas: **Tb**, complejo temporal.

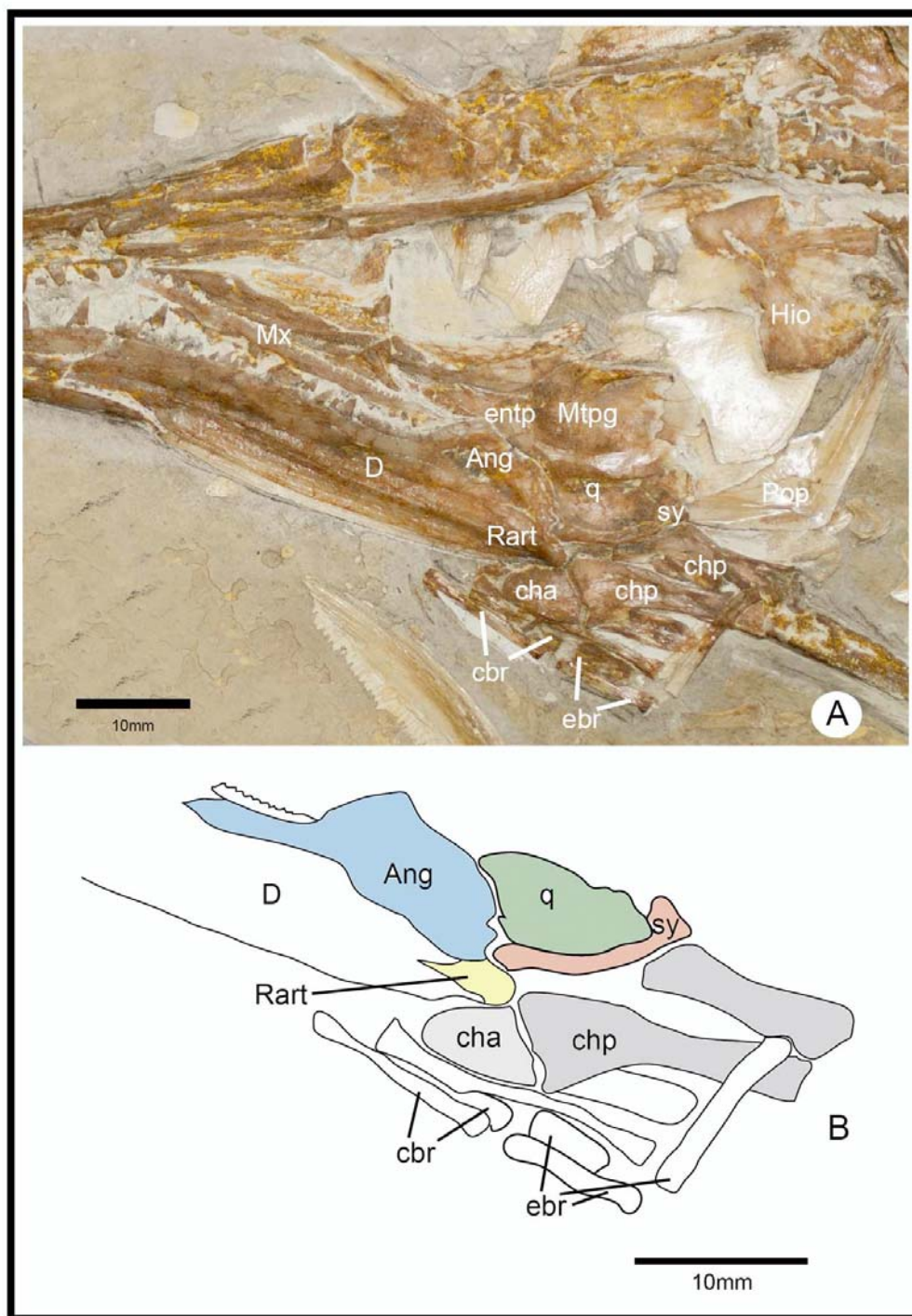


**Figura 5.16:** esquema de los distintos miembros del orden Aspidorhynchiformes para mostrar la morfología del maxilar, longitud de la mandíbula inferior vs. mandíbula superior (Carácter 73) y tamaño relativo del prementario (Carácter 77). **A-** *Richmondichthys sweeti*, (C. 73(0): mandíbula superior más corta que la inferior; C. 77 (0): diminuto) **B-** *Vincitifer comptoni*, (C.73 (2) mandíbula superior más larga que la inferior; C. 77 (1) pequeño) **C-** *Aspidorhynchus acutirostris*, (C. 73 (2) mandíbula superior más larga que la inferior; C. 77 (pequeño) **D-** *Belonostomus tenuirostris*, (C. 73 (2): mandíbula superior más larga que la inferior; C. 77 (2) grande) **E-** *Belonostomus* nov. sp. B. (C. 73 (2): mandíbula superior más larga que la inferior; C. 77 (2) grande). Abreviaturas: **Pdt**, prementario; **Pmx**, premaxilar; **Ro**, rostral; **Na**, nasal; **Io**, infraorbital; **Mx**, maxilar; **Ang**, angular; **Rart**, retroarticular; **Smx**, supramaxilar.



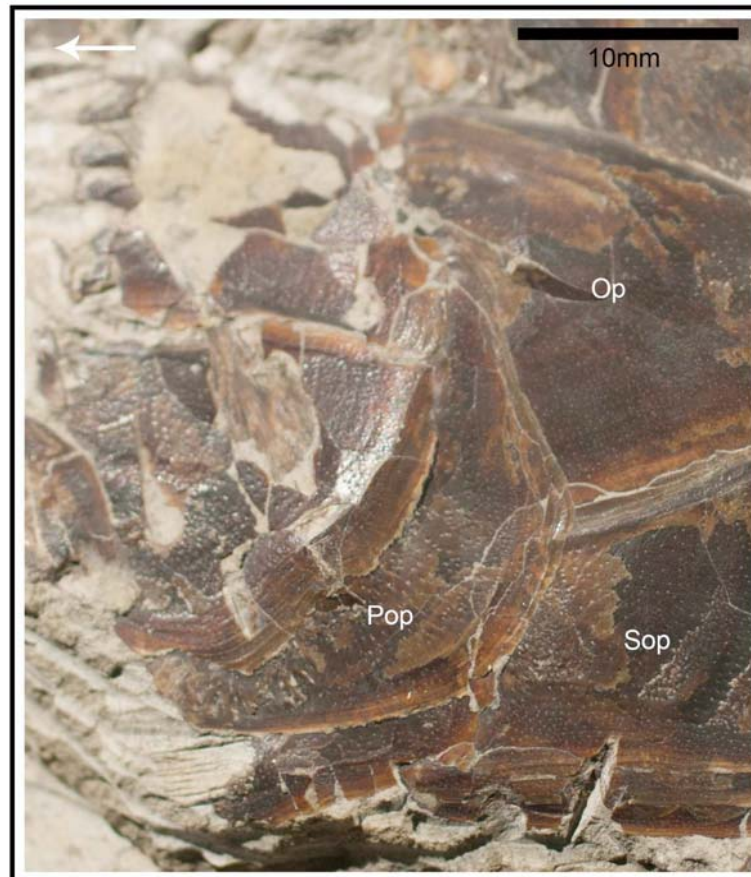


**Figura 5.17:** *Aspidorhynchus acutirostris* (JM 1997 III 6). **A-** fotografía del material. **B-** esquema interpretativo de A para ilustrar el estado cero (0) del carácter 92: presencia de doble articulación cuadrado-simplético. Abreviaturas: **q**, cuadrado; **D**, dentario; **Mx**, maxilar; **Ang**, angular; **Rart**, retroarticular; **sy**, simplético; **cha**, ceratohial anterior; **chp**, ceratohial posterior.

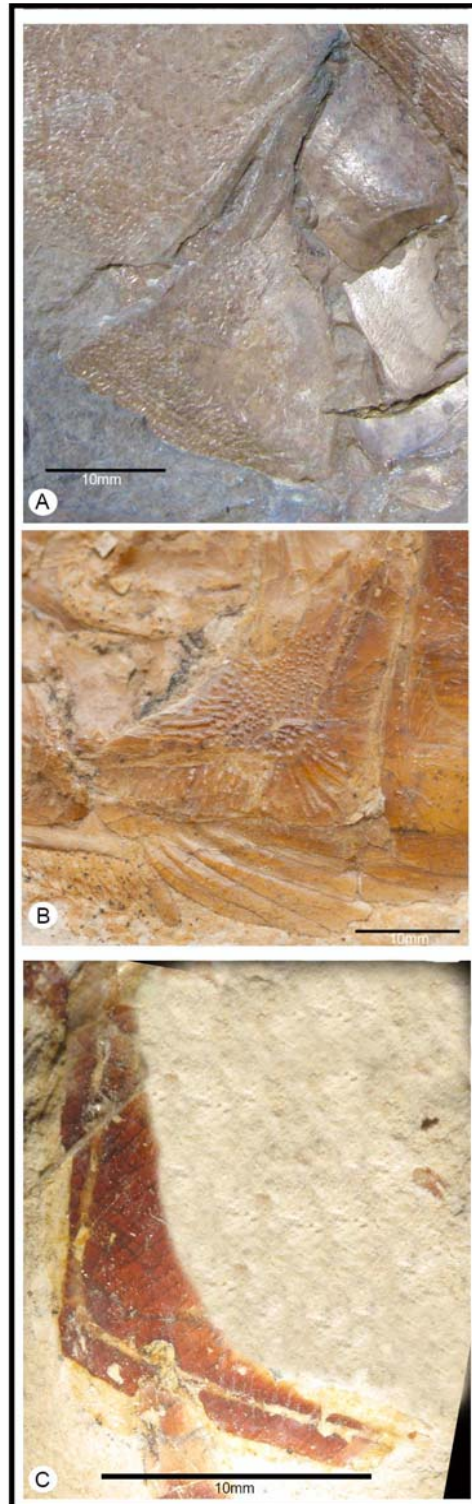


**Figura 5.18:** *Belonostomus speciosus* (AS VII1069 holotipo) A- fotografía del ejemplar, B- esquema interpretativo de A para ilustrar el estado cero (0) del carácter 92: presencia de doble articulación cuadrado-articular. Abreviaturas: chp, ceratohial posterior; cha, ceratohial anterior; **ebr**, epibranchiales; **cbr**, ceratobranquiales; **Rart**, retroarticular; **sy**, simpléctico; **q**, cuadrado; **Ang**, angular; **D**, dentario; **entp**, entopterigoides; **Mptg**, metapterigoides; **Pop**, preopérculo; **Hio**, hiomandibular; **Mx**, maxilar.





**Figura 5.19:** *Pachycormus curtus* (SMNS 4204). Fotografía para ilustrar el carácter 97 (1): preopérculo en medialuna. Abreviaturas: **Pop**, preopérculo; **Sop**, subopérculo; **Op**, opérculo. La flecha indica el sector anterior.

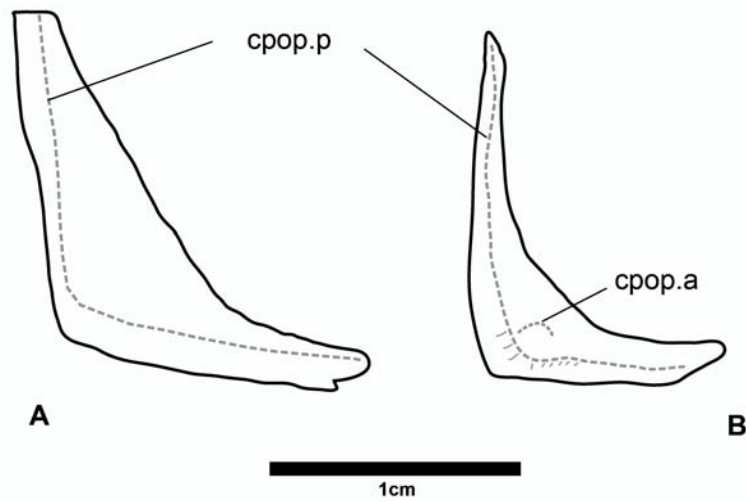


**Figura 5.20:** **A-** *Vinctifer comptoni* (MBf. 3591), **B-** *Aspidorhynchus* sp. (JM SOS 2856), **C-** *Belonostomus* nov. sp. B (MOZ-Pv 1763). Fotografía para ilustrar el carácter 97 estados 2 y 3 (A y B representan el estado dos: preopérculo triangular, C representa el estado 3: preopérculo en L).

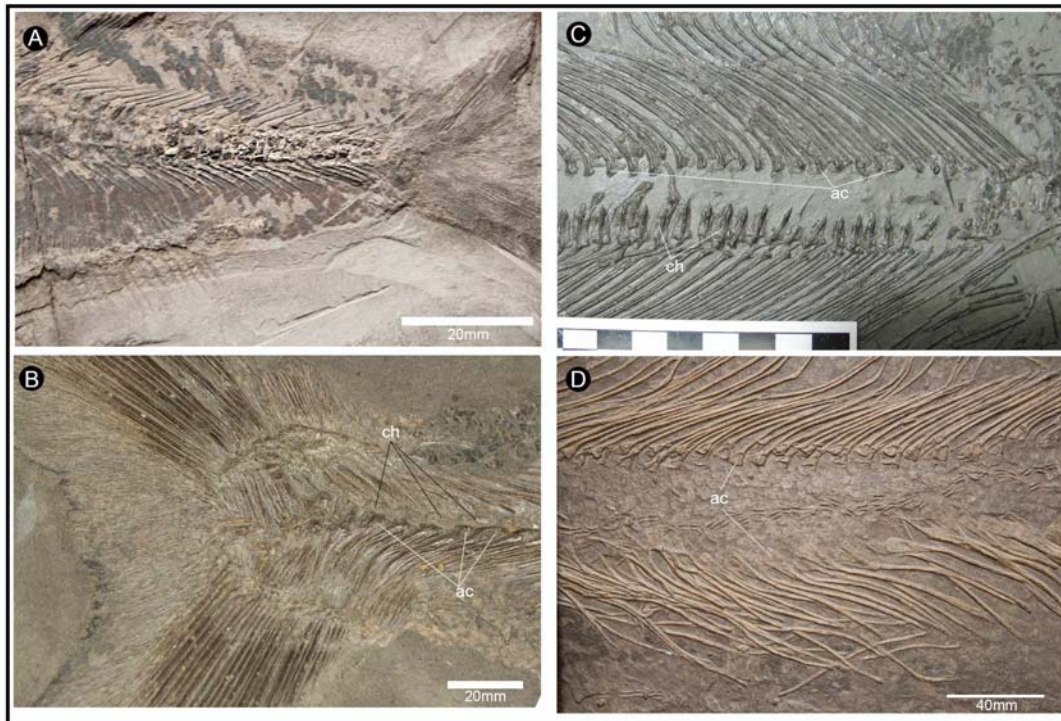


**Figura 5.21:** **A-** *Aspidorhynchus sanzenbacheri* (JM-ETT2), **B-** *Belonostomus* nov. sp. B (MOZ-Pv 1763). Fotografía para ilustrar el carácter **99**, en A se observa el estado cero: con ramificaciones; en B se observa el estado 1: canal preopercular simple.

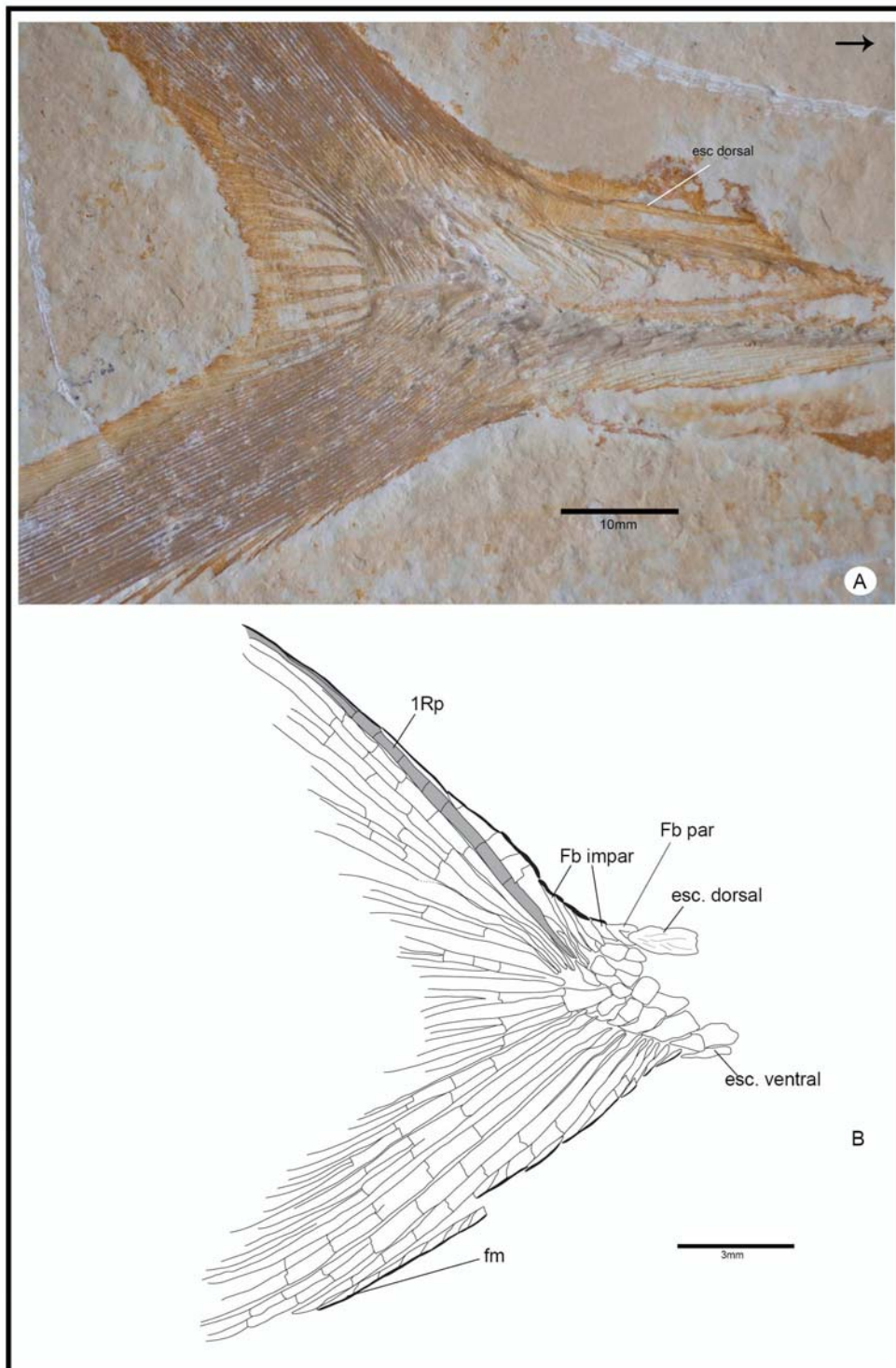




**Figura 5.22:** esquema que muestra los dos estados del carácter 100 (canal accesorio del preopérculo), en **A** (estado 1, ausente), en **B** (estado 0, presente). **A-** basado en MOZ-Pv 1763 (*Belonostomus* nov. sp. B); **B-** basado en AS 164 XX III 518 (*Belonostomus* sp.). Abreviaturas: **cpop.p**, canal preopercular principal; **cpop. a**, canal preopercular accesorio.

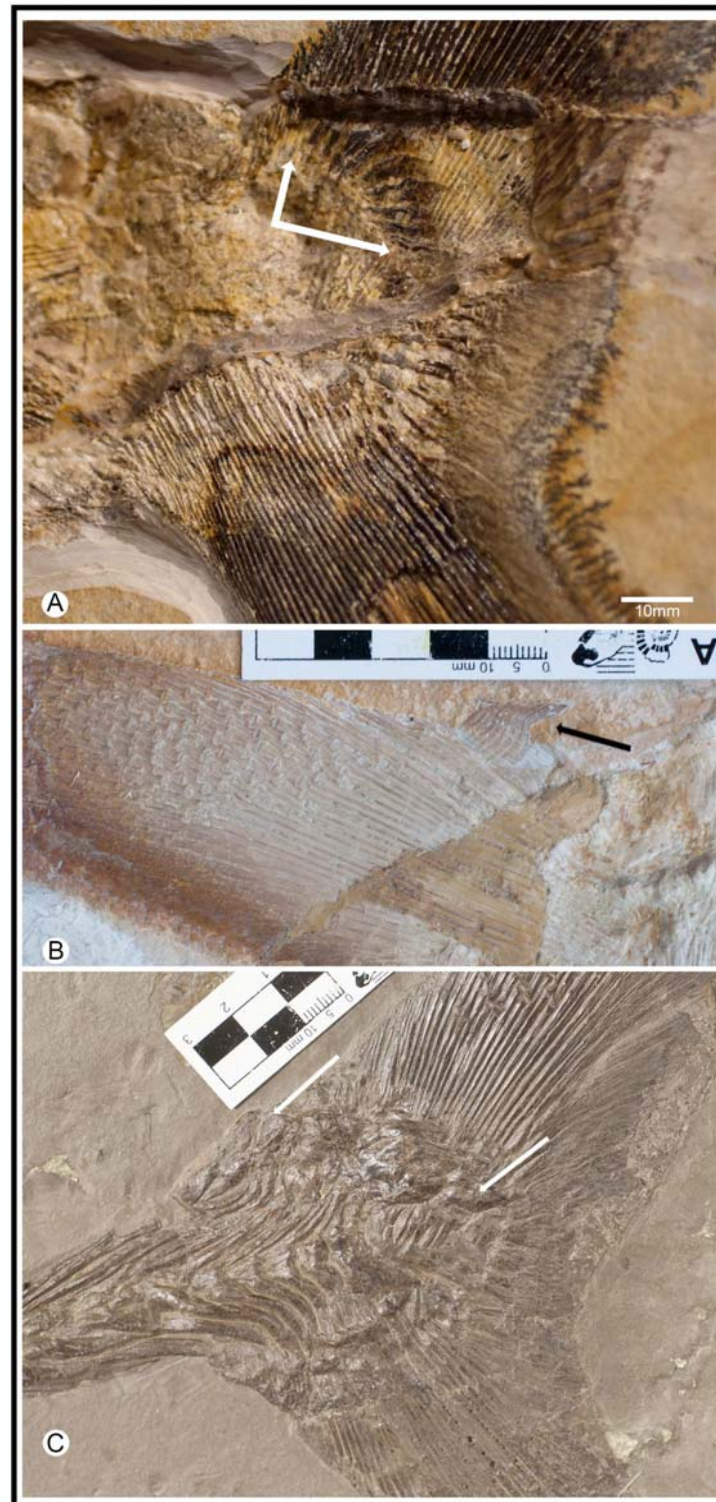


**Figura 5.23:** fotografía de distintos ejemplares para mostrar el estado 0 del carácter 112 (ausencia de arcocono formando la mayor parte del cuerpo de la vértebra). **A-** *Euthynotus micropodius* MBf1485; **B-** *Pachycormus macropterus* MBf12225; **C-** *P. bollensis* SMNS18189; **D-** *Saurostomus esocinus* SMNS56982. Abreviaturas: **ac**, arcocono; **ch**, cordacento.



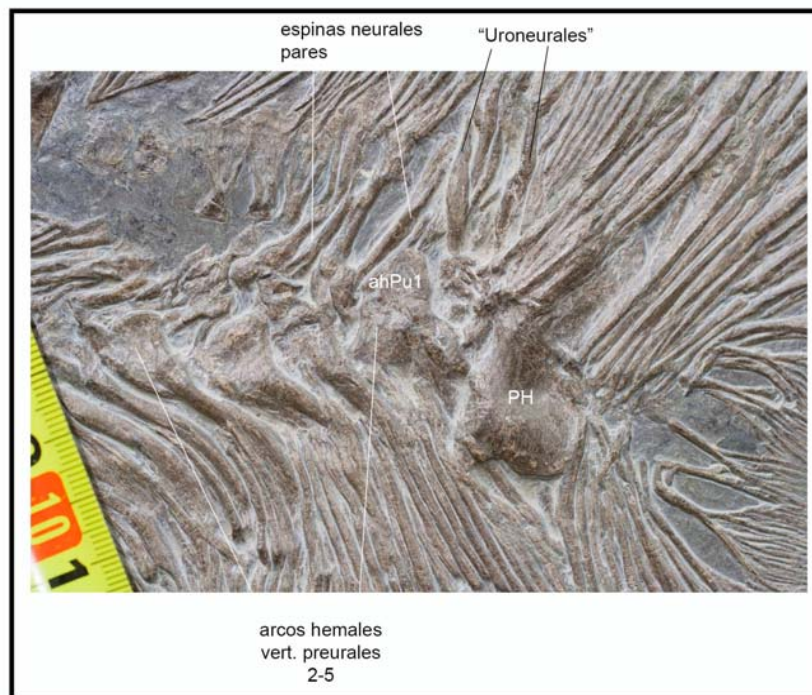
**Figura 5.24:** **A-***Sauropsis* sp. (JM SOS 336a) fotografía del ejemplar, **B-** cf. *Belonostomus* (JM ETT 1941) digitalización basada en dibujo de cámara clara. Figura que ilustra el carácter **116**: escudo en el lóbulo dorsal de la aleta caudal, en *Sauropsis* sp. (estado 2, grande); en cf. *Belonostomus* (estado 1, pequeño), no se ilustra el estado cero (ausente). Abreviaturas: **esc. dorsal**, escudo dorsal; **esc. ventral**, escudo ventral; **fm**, fulcra marginal; **Fb impar**, fulcra basal impar; **Fb par**, fulcra basal par; **1Rp**, primer radio principal. (dibujo original realizado en cámara clara por la autora, digitalización: L.L. Rasia).



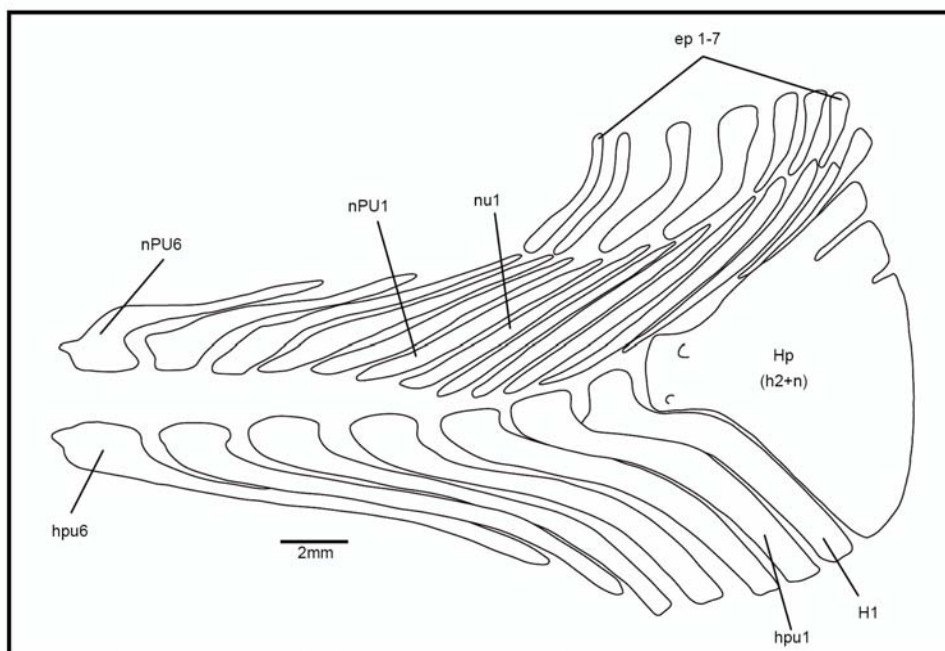


**Figura 5.25:** fotografía para ilustrar el carácter 118 [1]=presencia de escamas altamente modificadas cubriendo las bases de los radios caudales principales y fulcros basales del lóbulo epiaxial de la aleta caudal. **A-** JMSOS 3919; **B-** *Hypsocormus insignis* JMSOS 3554; **C-** *Pachycormus macropterus* MBf. 12215. Las flechas indican la posición de las escamas altamente modificadas (=scaly caudal apparatus).

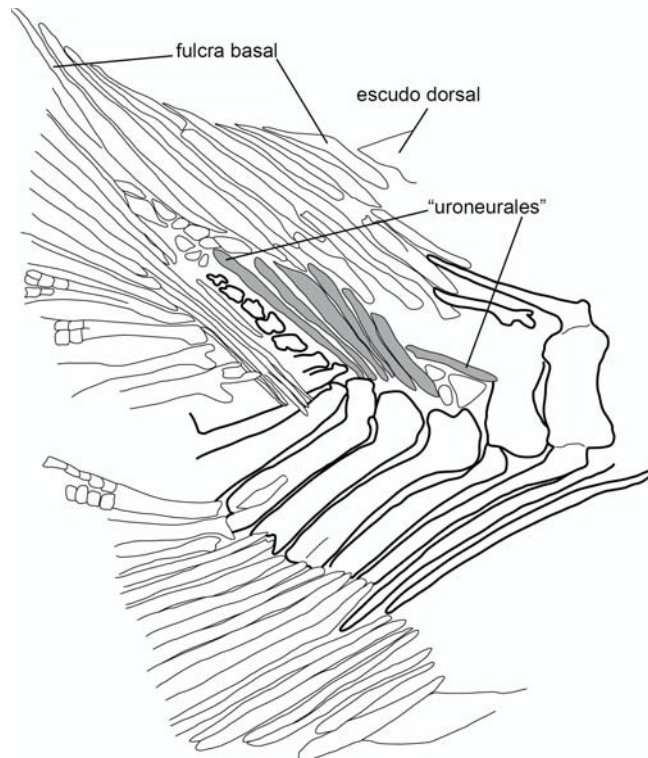




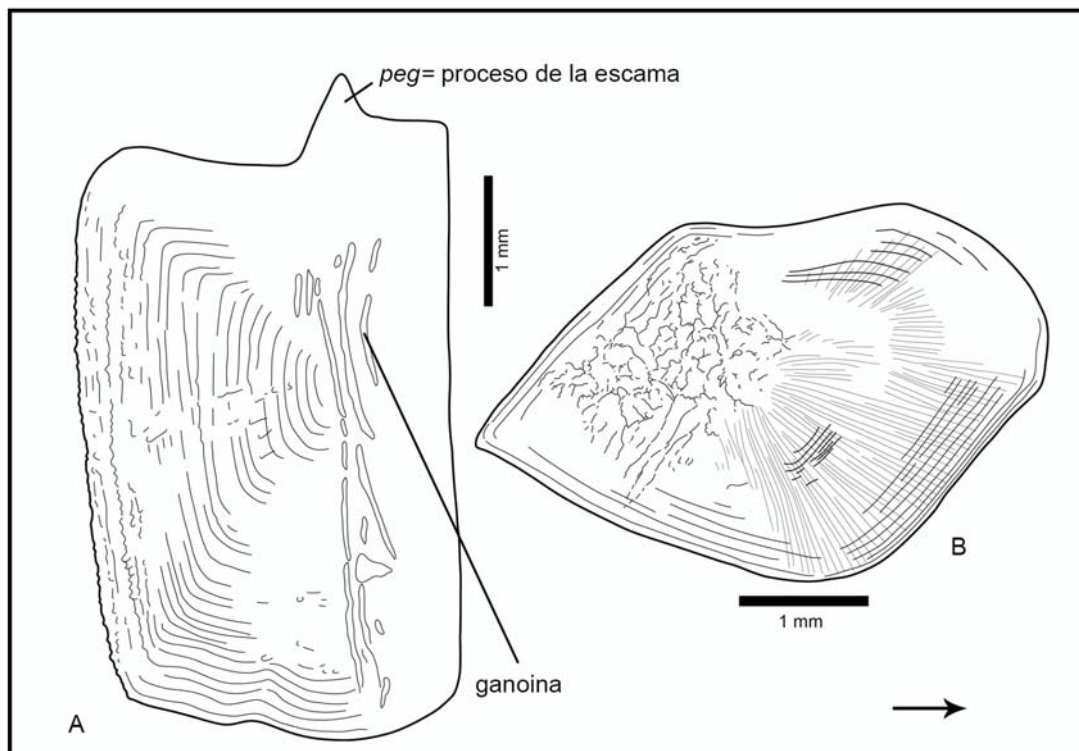
**Figura 5.26:** *Saurostomus esocinus* (SMNS 56982). Fotografía que ilustra el estado 1 del carácter 122: presencia de "uroneurales" expandidos lateralmente. Abreviaturas: **PH**, placa hipural; **ahPu1**, arco hemal de la primera vértebra preural



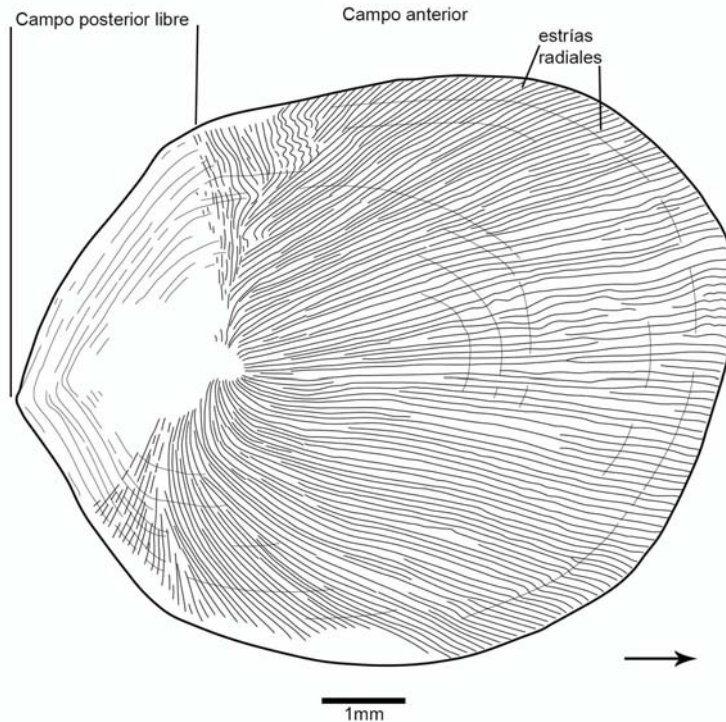
**Figura 5.27:** *Pachycormus macropterus* (Modificado de Patterson 1977 fig. 19). Dibujo esquemático del esqueleto caudal. Abreviaturas: **ep1-7**, epurales 1-7; **H1**, primer hipural; **Hp (h2+n)**, placa hipural que comprende el segundo hipural y un número indeterminado de hipurales; **hpu1-6**, espinas y arcos preurales hemales 1-6; **nPU1-6**, arcos y espinas neurales de las vértebras preurales 1-6; **nu1**, arcos neurales urales neural (sin embargo no son arcos neurales urales sino neurales); **ep 1-7** epurales 1-7.



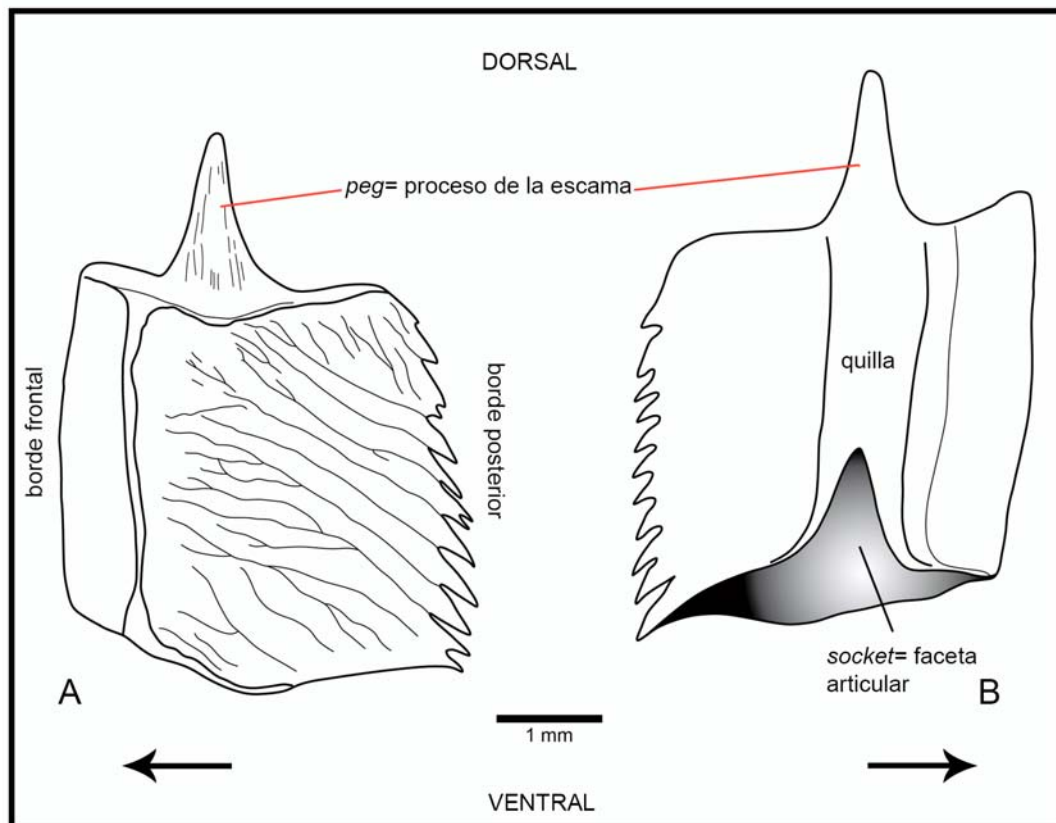
**Figura 5.28:** *Euthynotus incognitus* (JM SOS 2341). Digitalización de dibujo realizado en cámara clara para ilustrar el estado cero del carácter **125**: ausencia de placa hipural. Nótase la ausencia de placa hipural (comparar con la figura anterior [5.21]). Dibujo original realizado en cámara clara por la autora, digitalización: L.L. Rasia. No a escala.



**Figura 5.29:** escamas ganoidea de Pachycormiformes: **A-** *Sauropsis latus*, **B-** *Pachycormus curtus*. Modificado de Schultz (1966). La flecha indica el sector anterior. (Digitalización: L.L. Rasia).



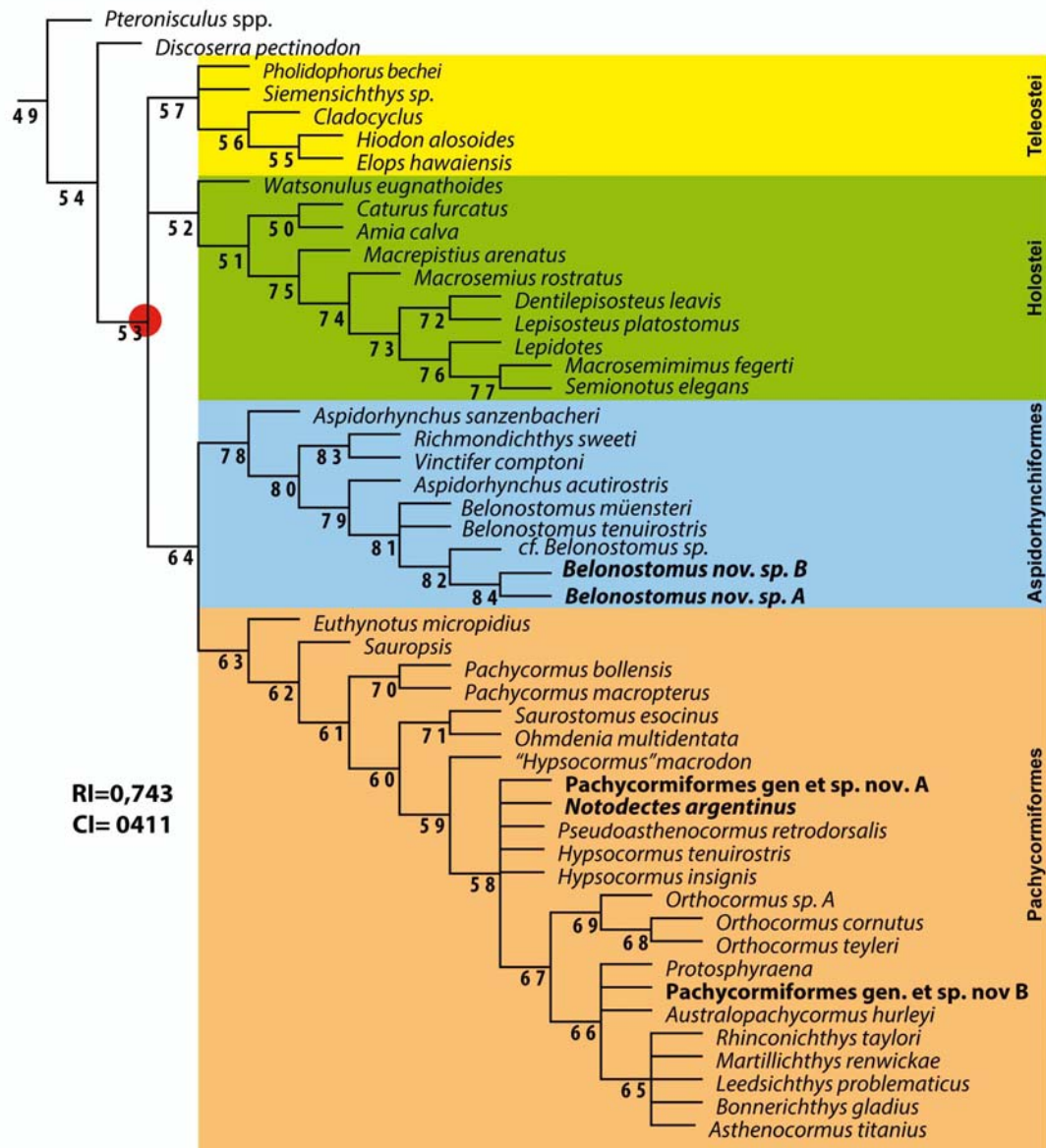
**Figura 5.30:** escama tipo amioide de *Caturus furcatus*. Modificado de Schultze (1966). La flecha indica el sector anterior (Digitalización: L.L. Rasia).



**Figura 5.31:** escama ganoidea de "*Pholidophorus*" *macrocephalus* A- cara externa de la escama, B- cara interna de la escama. Diagrama para ilustrar la presencia de estructura claviya-cavidad bien desarrollada (carácter 147 [0]). La flecha indica el sector anterior. Modificado de Schultze (1966). Digitalización: L.L. Rasia.

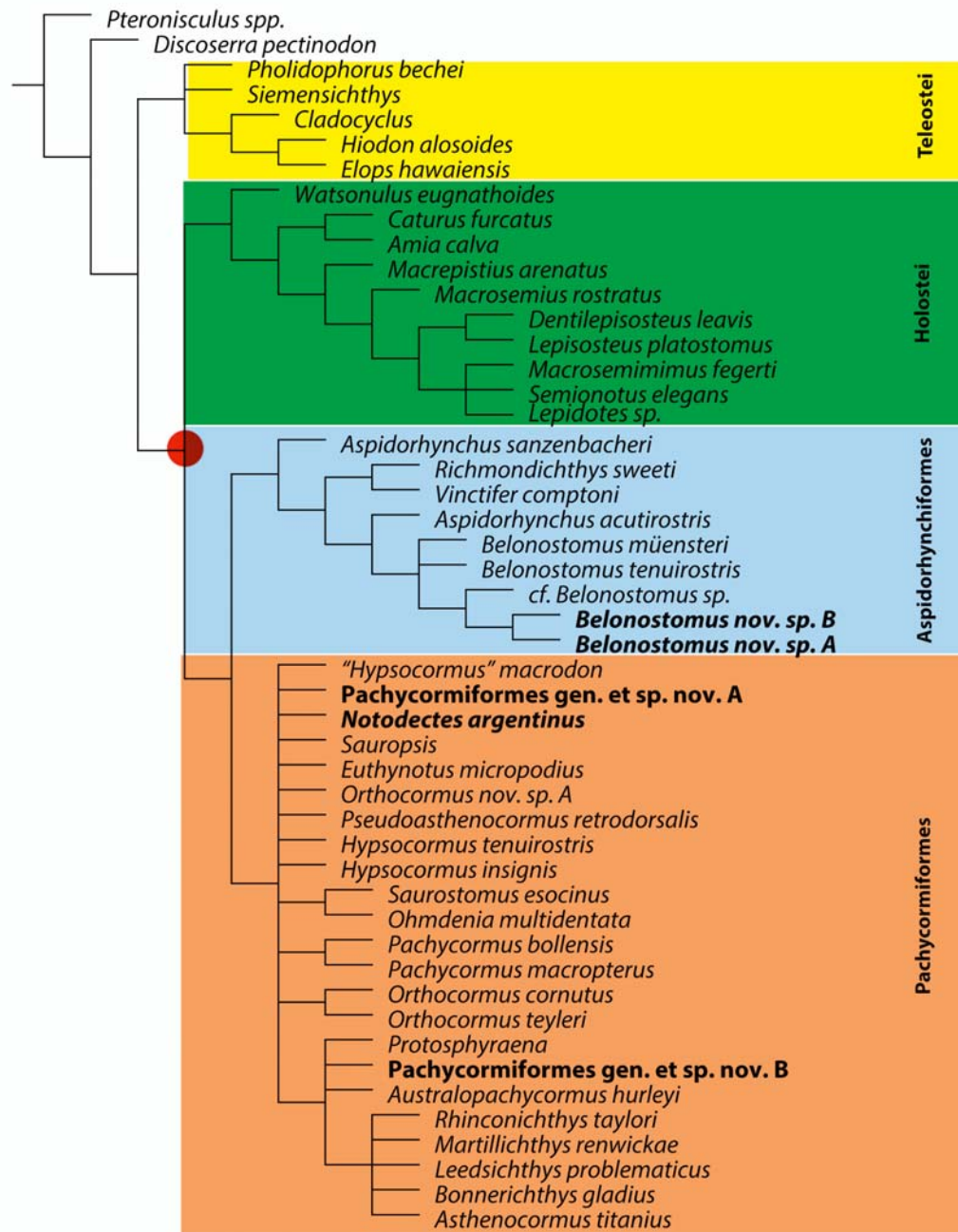


## Consenso estricto de 64 árboles más parsimoniosos:

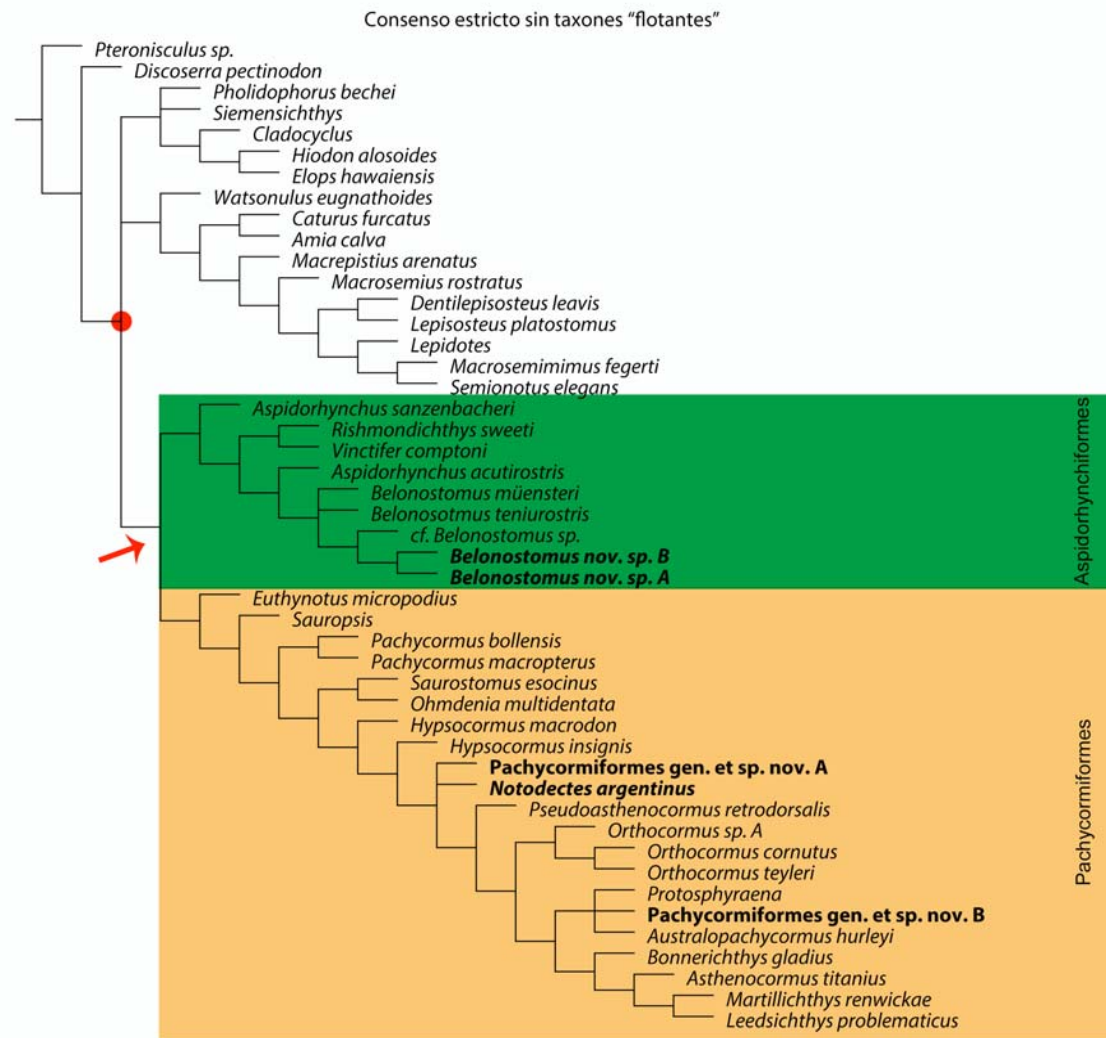


**Figura 5.32:** árbol de consenso estricto de los 64 árboles más parsimoniosos de 427 pasos hallado a partir de la matriz de datos de caracteres morfológicos y taxones (fósiles y vivientes) con 12 caracteres ordenados. Abreviaturas: RI= índice de retención; CI= índice de consistencia. EL círculo rojo marca la politomía en el nodo 53. Los nodos están señalizados con números. Los taxones argentinos están en negrita.

Consenso estricto de 378 árboles igualmente parsimoniosos con caracteres desordenados

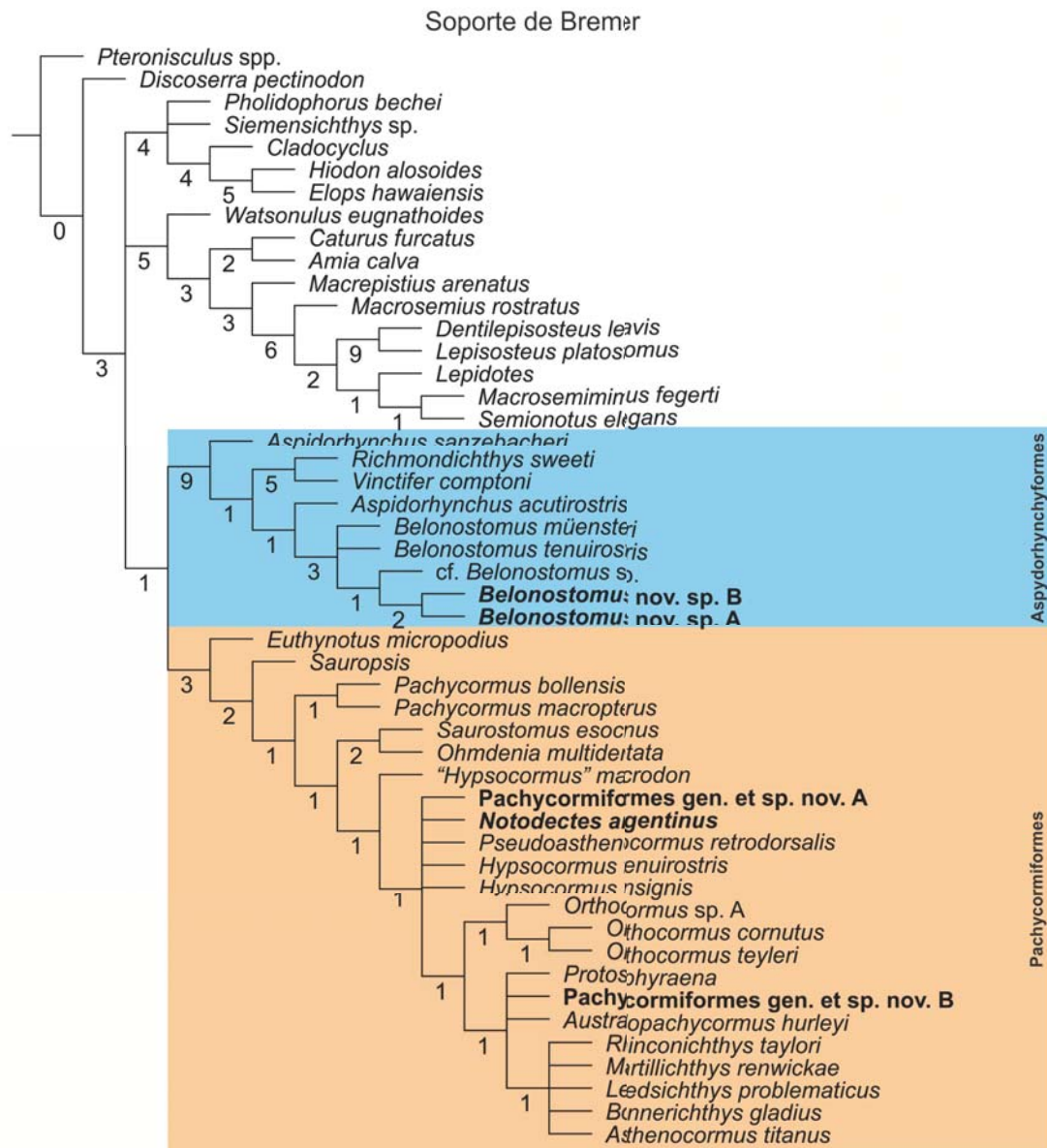


**Figura 5.33:** árbol de consenso estricto de los 378 árboles más parsimoniosos de 421 pasos hallado a partir de la matriz de datos de caracteres morfológicos y taxones (fósiles y vivientes) con todos los caracteres desordenados. Abreviaturas: RI= índice de retención; CI= índice de consistencia. EL círculo rojo marca el nodo que relaciona a holósteos con el clado (Aspidorhynchiformes + Pachycormiformes). Los taxones argentinos están en negrita.

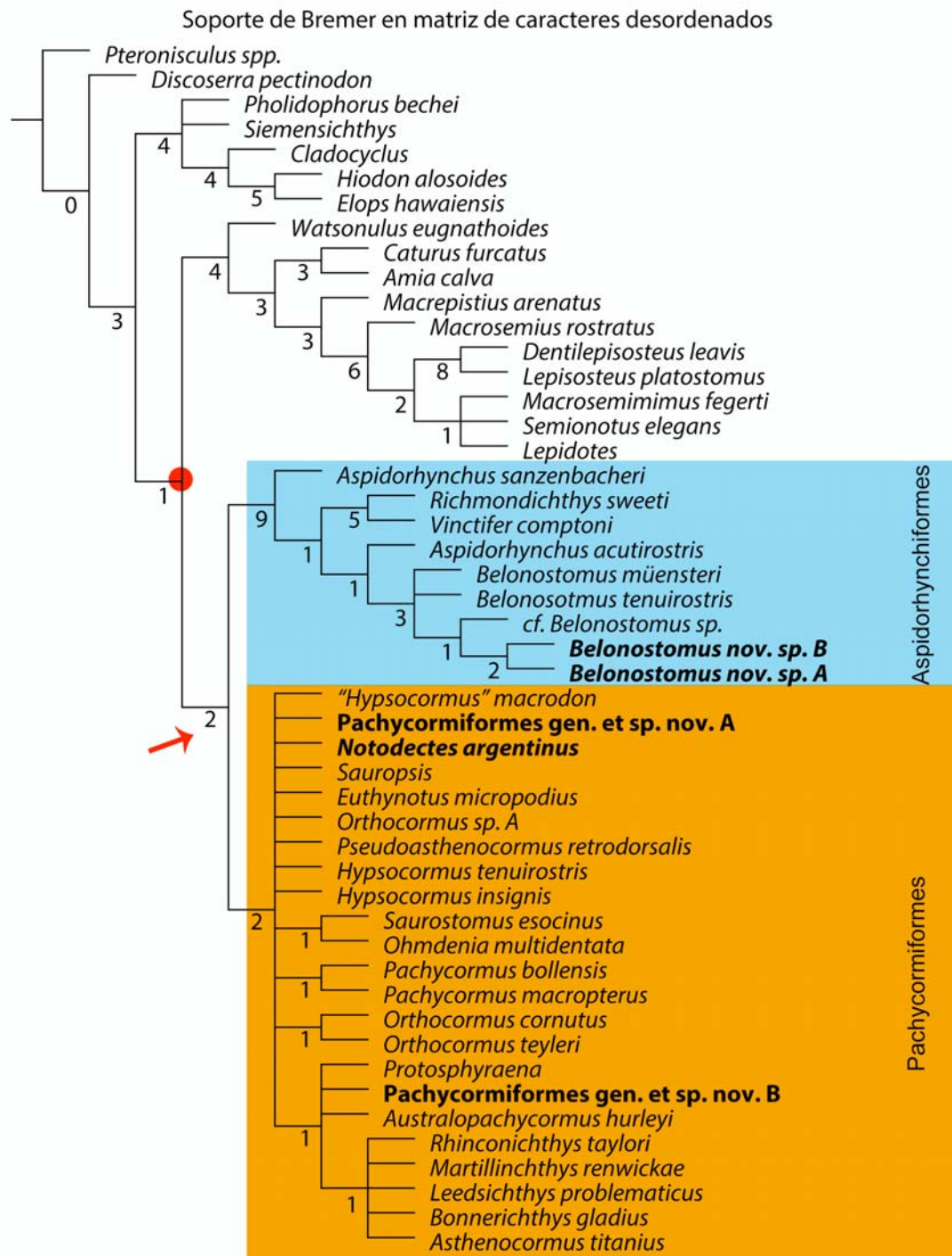


**Figura 5.34:** árbol de consenso estricto de los 4 árboles más parsimoniosos de 422 pasos hallado a partir de la matriz de datos de caracteres morfológicos y taxones (fósiles y vivientes) "podando" los taxones flotantes (*Hypsocormus tenuirostris* y *Rhinconichthys taylori*) sugeridos por IterPCR. La flecha roja marca el clado (Aspisorhynchiformes – Pachycormiformes) y el círculo rojo marca el nodo que relaciona a holósteos con el clado (Aspisorhynchiformes + Pachycormiformes). índice de retención=0,761. Índice de consistencia= 0,429. Los taxones argentinos están en negrita.

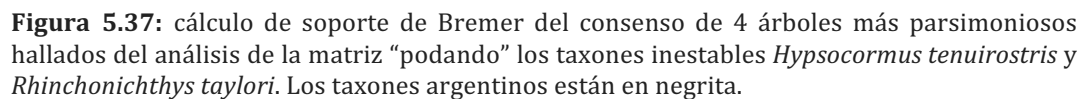


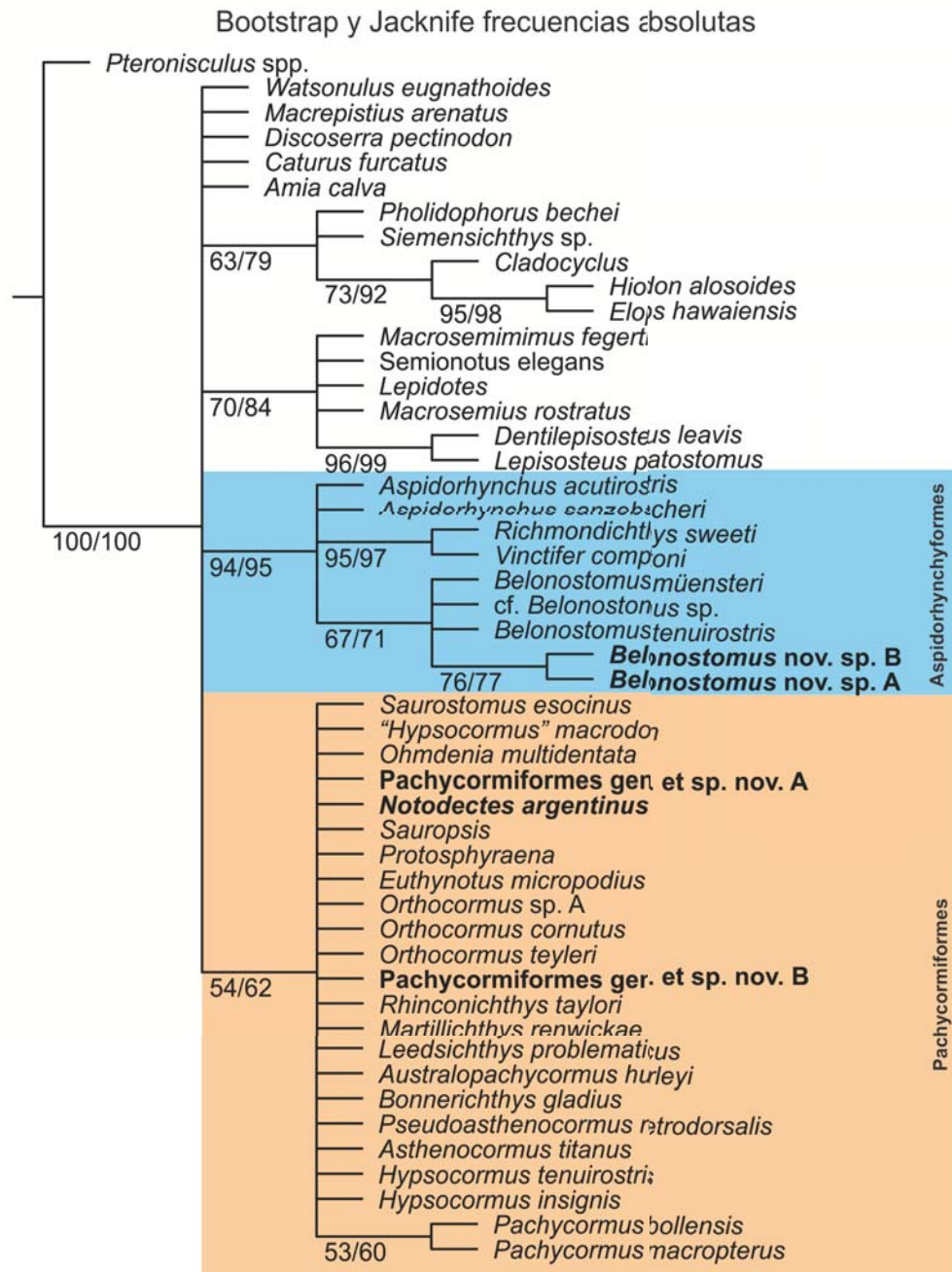


**Figura 5.35:** cálculo de soporte de Bremer del consenso de 64 árboles más parsimoniosos hallados en el análisis de parsimonia con 12 caracteres ordenados. Los taxones argentinos están en negrita.



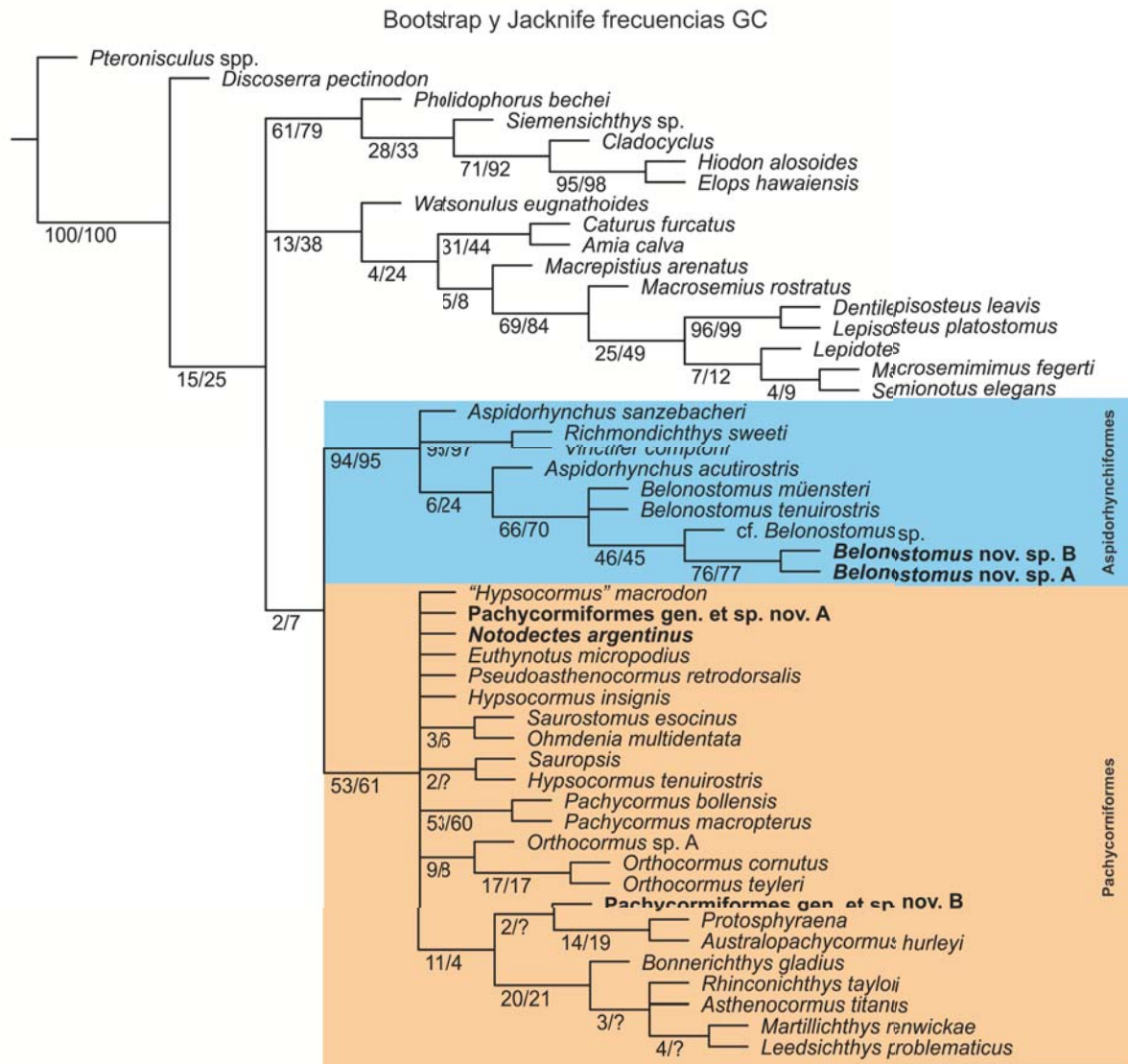
**Figura 5.36:** cálculo de soporte de Bremer del consenso de 378 árboles más parsimoniosos hallados del análisis de la matriz de datos con caracteres desordenados. Los taxones argentinos están en negrita.



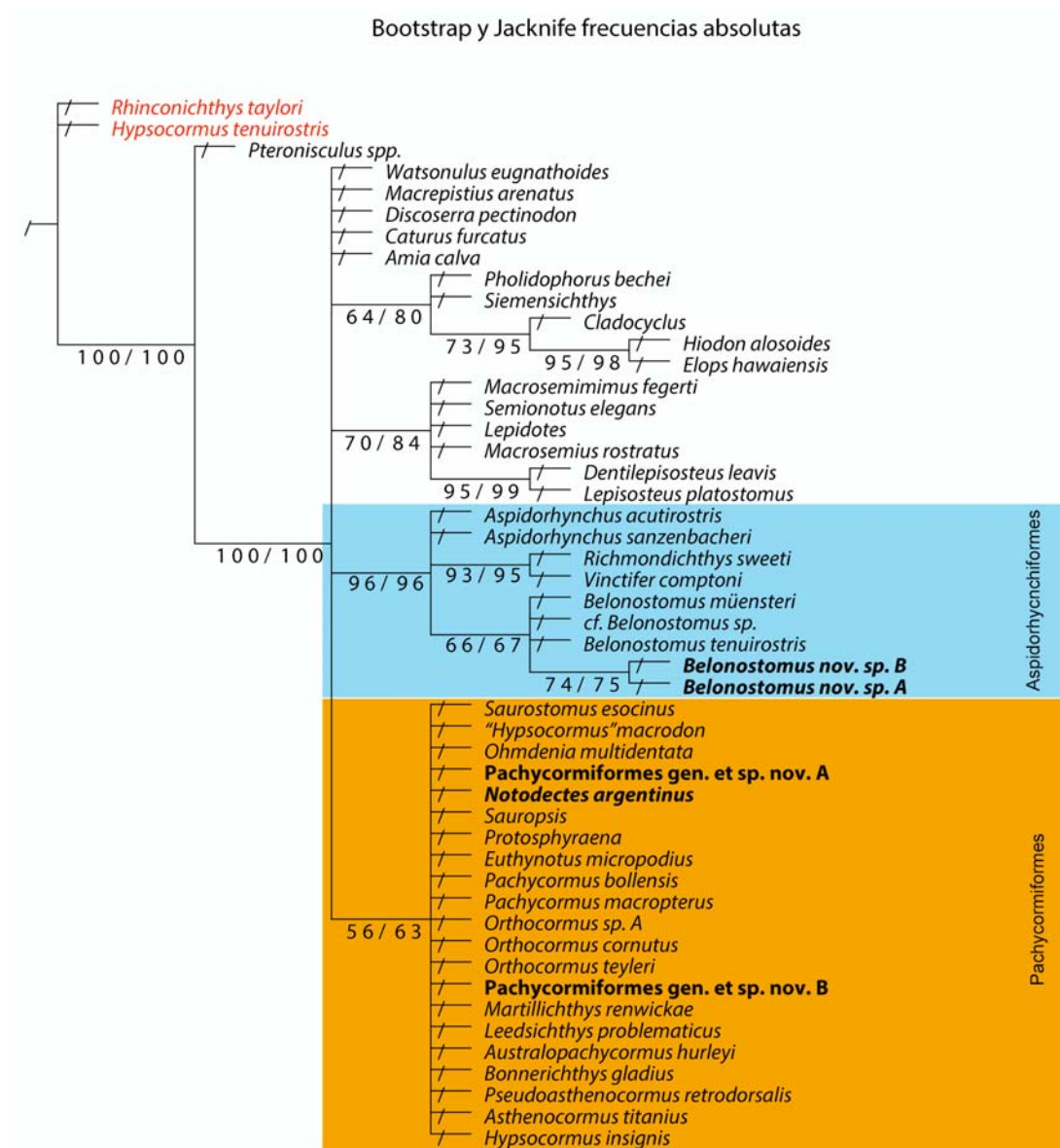


**Figura 5.38:** consenso de mayoría de la matriz de datos con todos los taxones y con 12 caracteres ordenados. Remuestreo para obtención de Bootstrap/Jackknife Frecuencias Absolutas. El valor por encima de la barra indica el índice Bootstrap, por debajo índice Jackknife. Los taxones argentinos están en negrita.



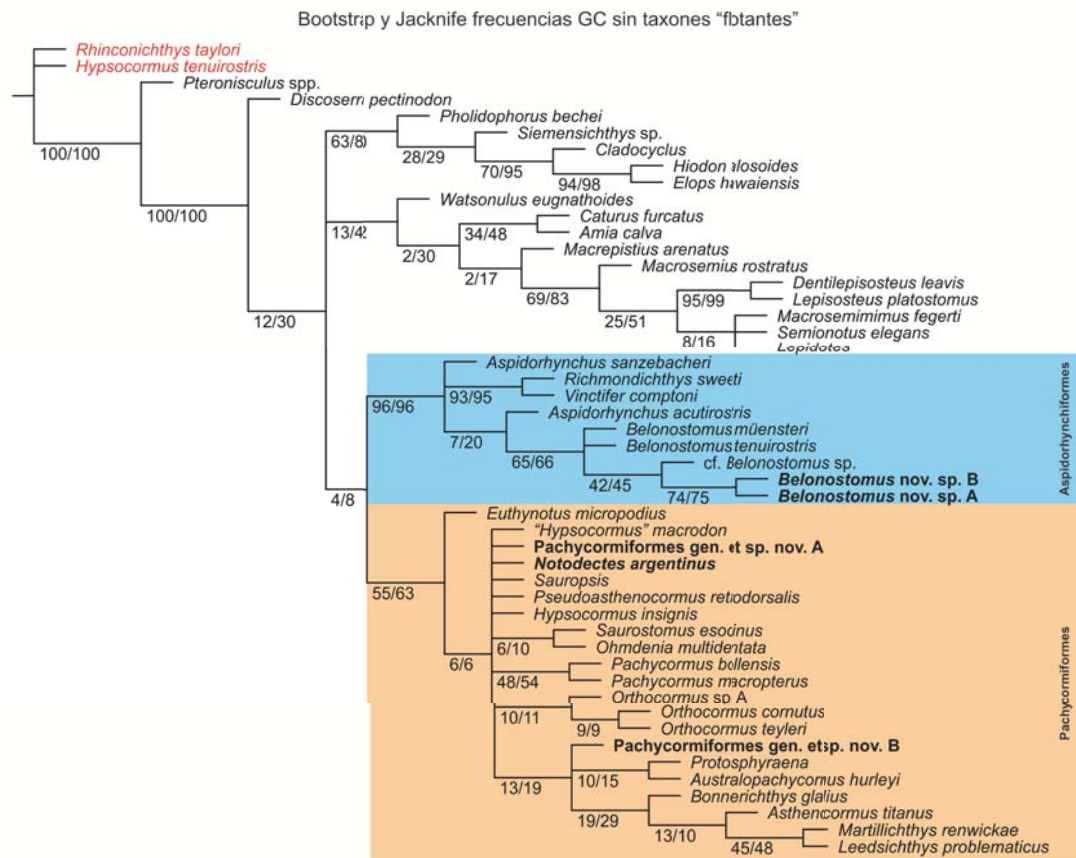


**Figura 5.39:** consenso de mayoría de la matriz de datos con todos los taxones y con 12 caracteres ordenados. Remuestreo para obtención de Bootstrap/Jackknife Frecuencias GC. El valor por encima de la barra indica el índice Bootstrap, por debajo índice Jackknife. Los taxones argentinos están en negrita.

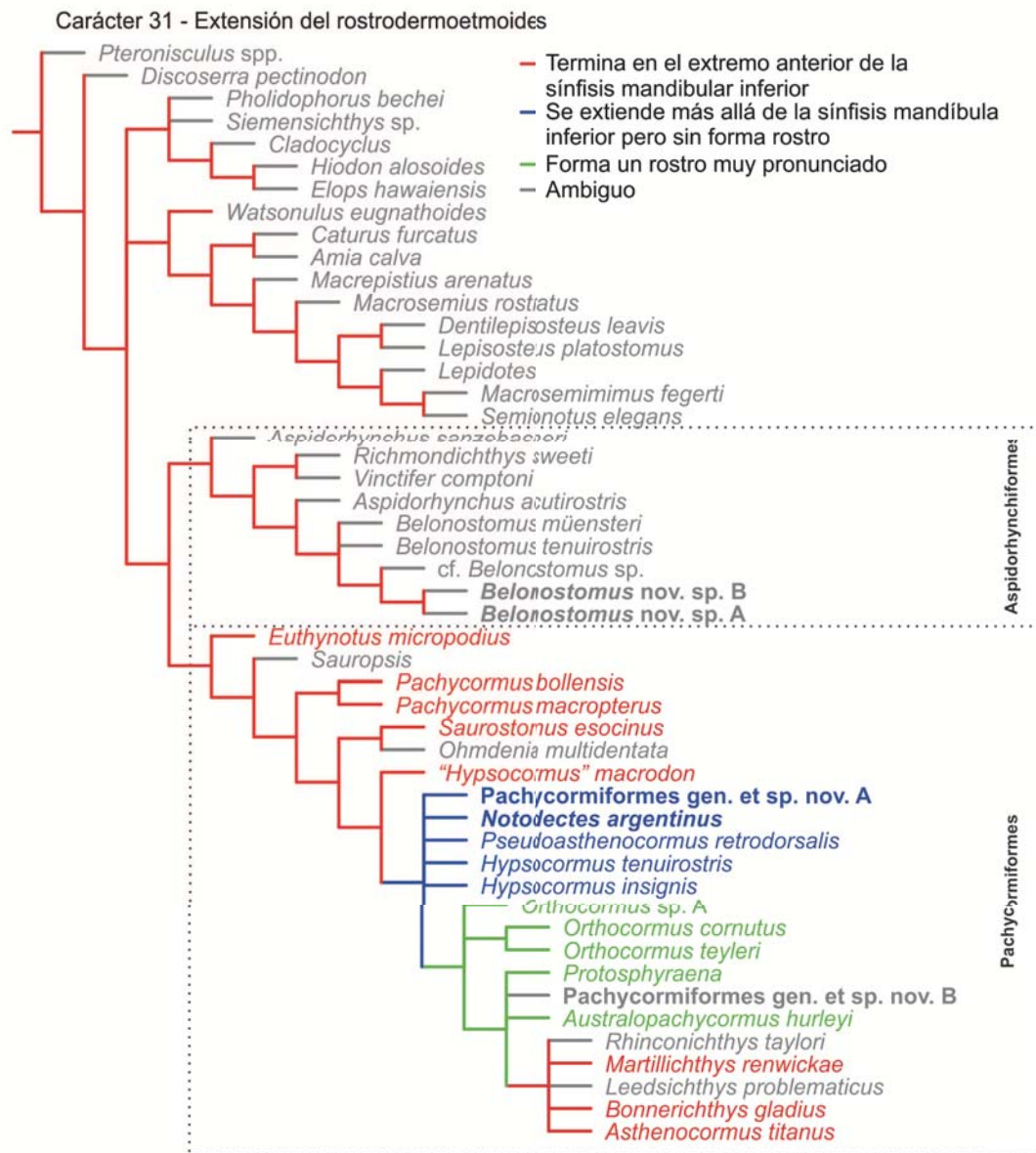


**Figura 5.40:** consenso de mayoría de la matriz de datos eliminando los taxones inestables. Remuestreo para obtención de Bootstrap/Jackknife Frecuencias absolutas. El valor por encima de la barra indica el índice Bootstrap, por debajo índice Jackknife. Los taxones argentinos están en negrita. En rojo se muestran los taxones inestables eliminados.

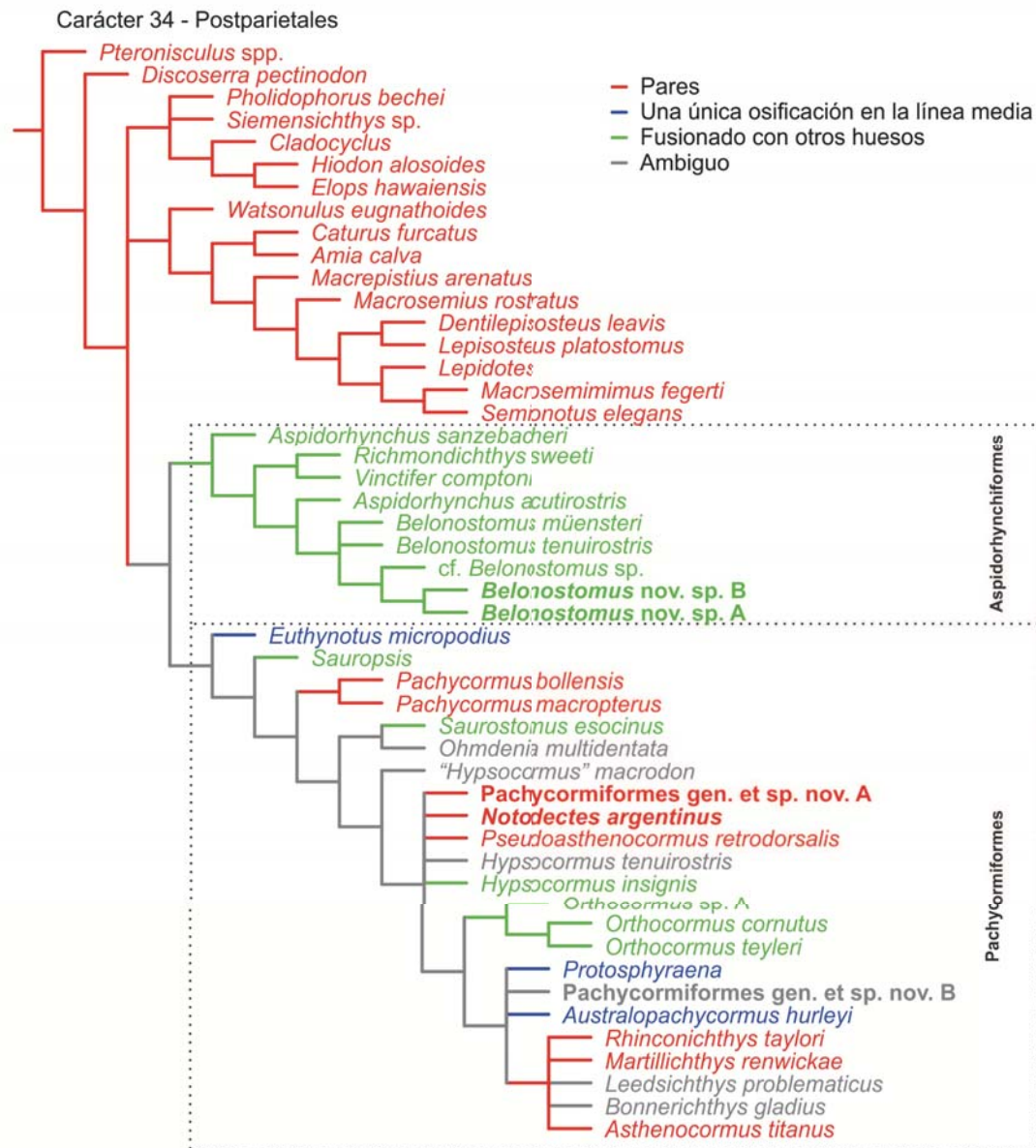




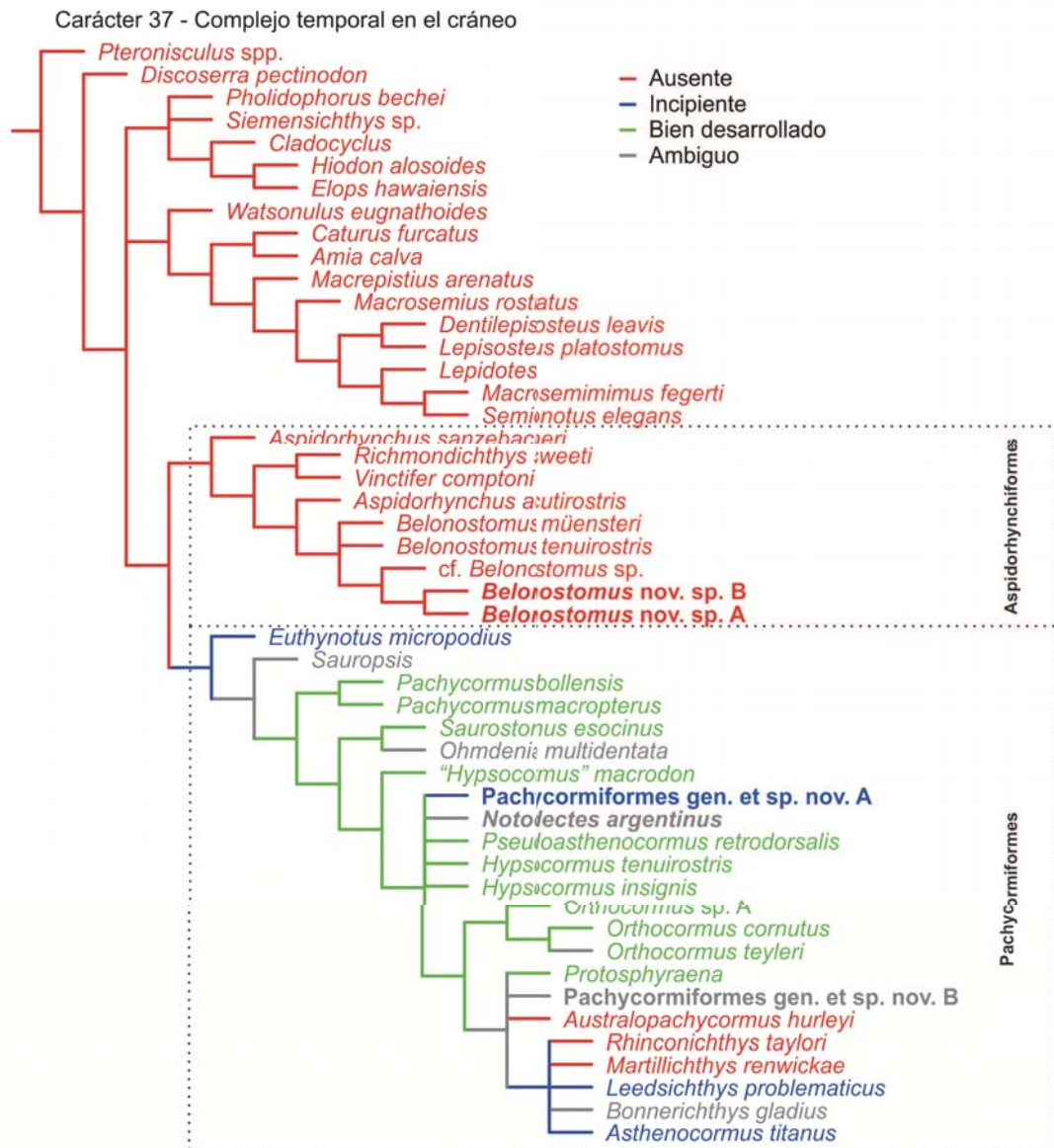
**Figura 5.41:** consenso de mayoría de la matriz de datos eliminando los taxones inestables. Remuestreo para obtención de Bootstrap/Jackknife Frecuencias GC. El valor por encima de la barra indica el índice Bootstrap, por debajo índice Jackknife. Los taxones argentinos están en negrita. En rojo se muestran los taxones inestables eliminados.



**Figura 5.42:** mapeo y optimización del carácter 31 (Extensión del rostrodermoetmoides de los paquicórmidos) sobre el consenso estricto de 64 árboles igualmente parsimoniosos. La presencia de rostrodermoetmoides es una sinapomorfía de este grupo de peces y podría haber estado relacionada con el tipo de natación, favoreciendo la hidrodinámica del pez.

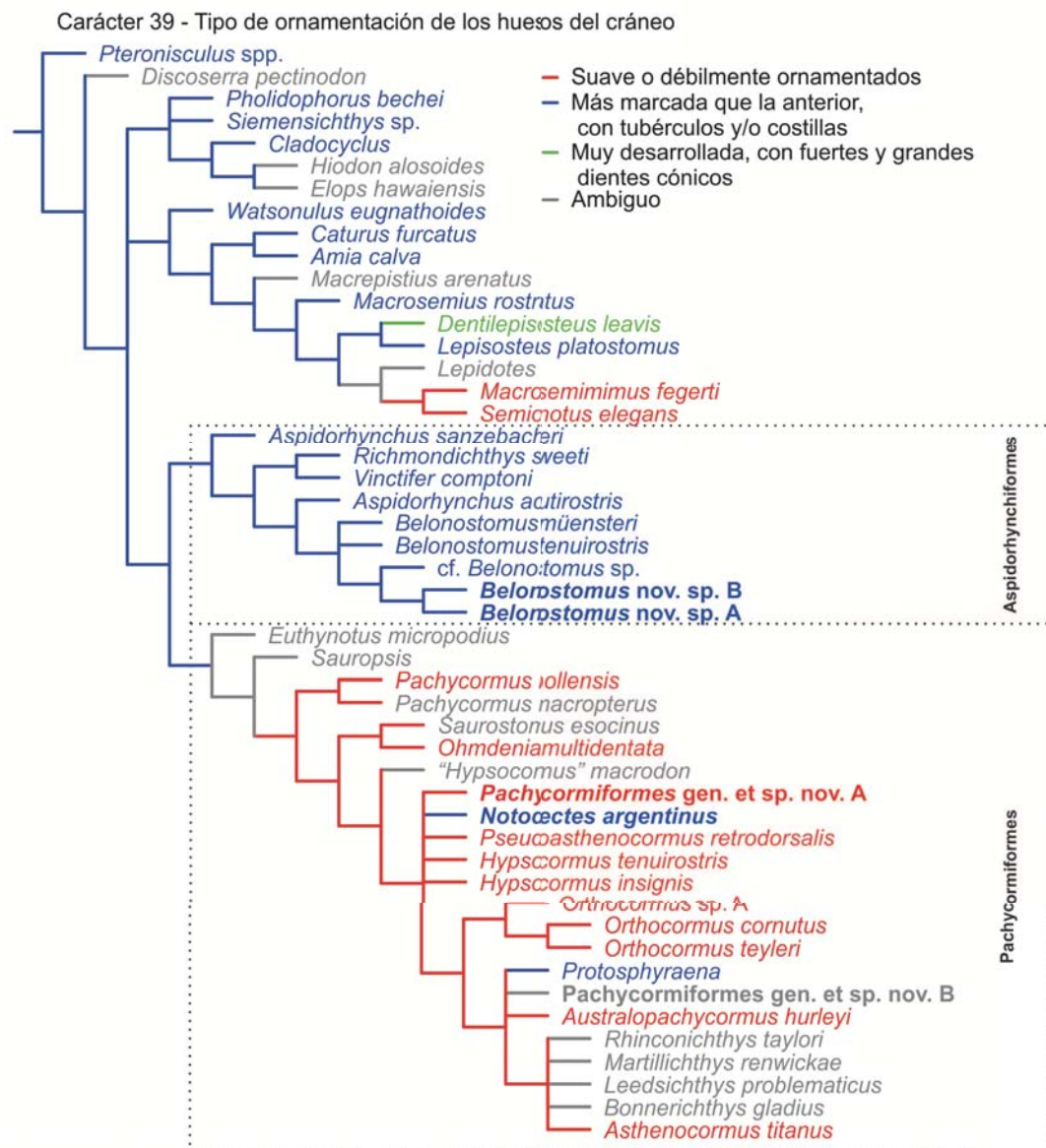


**Figura 5.43:** mapeo y optimización del carácter 34 (Postparietales) sobre el consenso estricto de 64 árboles igualmente parsimoniosos. La presencia de postparietales [=parietales de la antigua terminología] pares es la condición más comúnmente hallada en distintos grupos. La presencia de postparietales fusionados en una única osificación es un carácter compartido por *Protosphyraena* y *Australopachycormus*. La presencia de postparietales fusionados con otros huesos tiene aquí dos interpretaciones distintas: por un lado está presente en aspidorrínquidos formando el complejo fronto-parieto-dermopterótico y por otro se encuentran involucrados en la participación del complejo temporal en los paucicórmidos nadadores veloces. Ambas estructuras no son homólogas y no deben interpretarse en este mapeo de caracteres de ese modo. La presencia de postparietales participando del complejo temporal es un carácter derivado de los paucicórmidos.

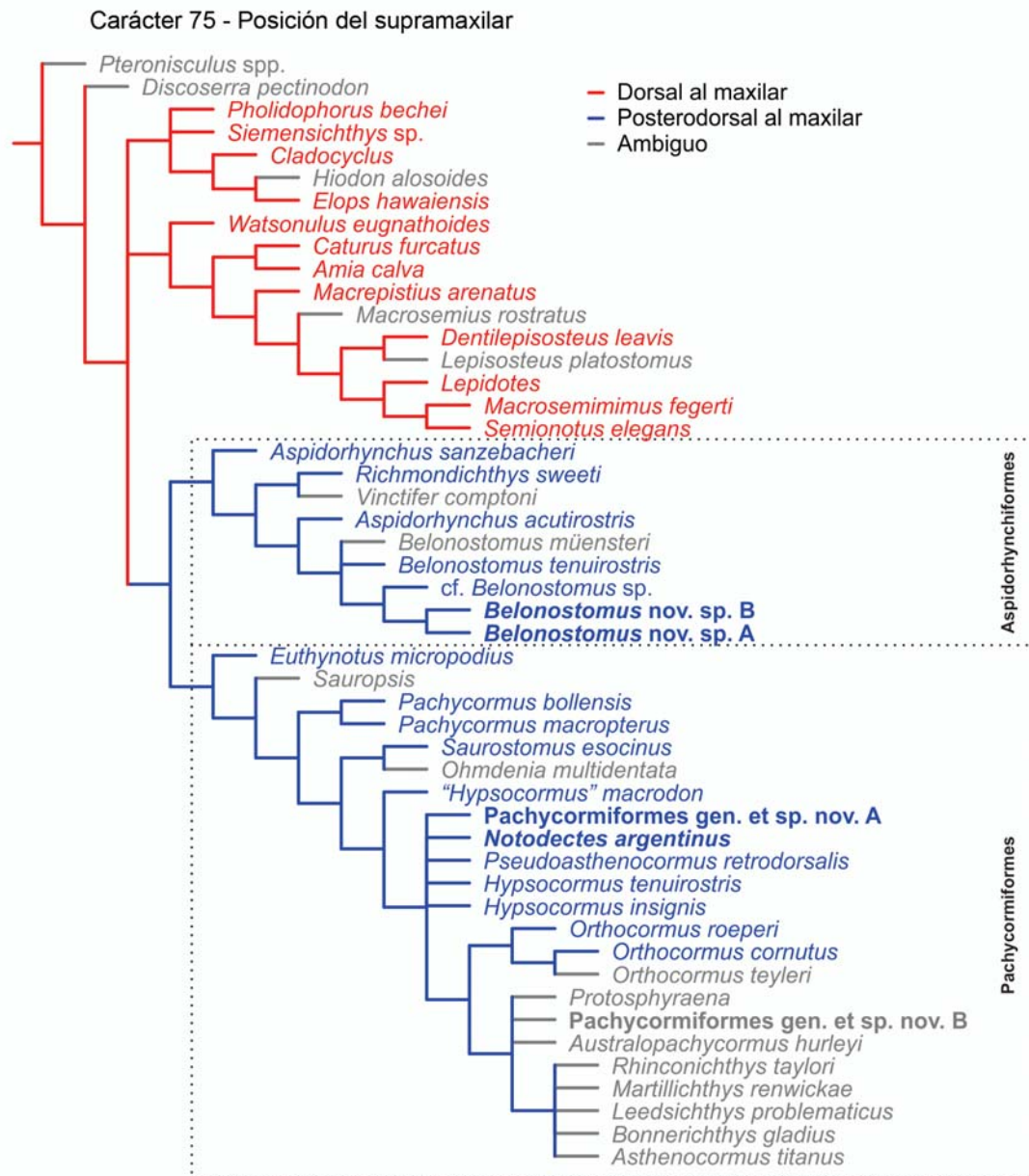


**Figura 5.44:** mapeo y optimización del carácter 37 (Desarrollo de complejo temporal en los paucicórmidos) sobre el consenso estricto de 64 árboles igualmente parsimoniosos. La presencia de complejo temporal es una sinapomorfía de los paucicórmidos. Es un carácter avanzado que estaría directamente relacionado con la capacidad locomotora del pez. En formas nadadoras veloces está muy desarrollado mientras que en formas nadadoras pasivas o filtradoras está incipientemente desarrollado o ausente.



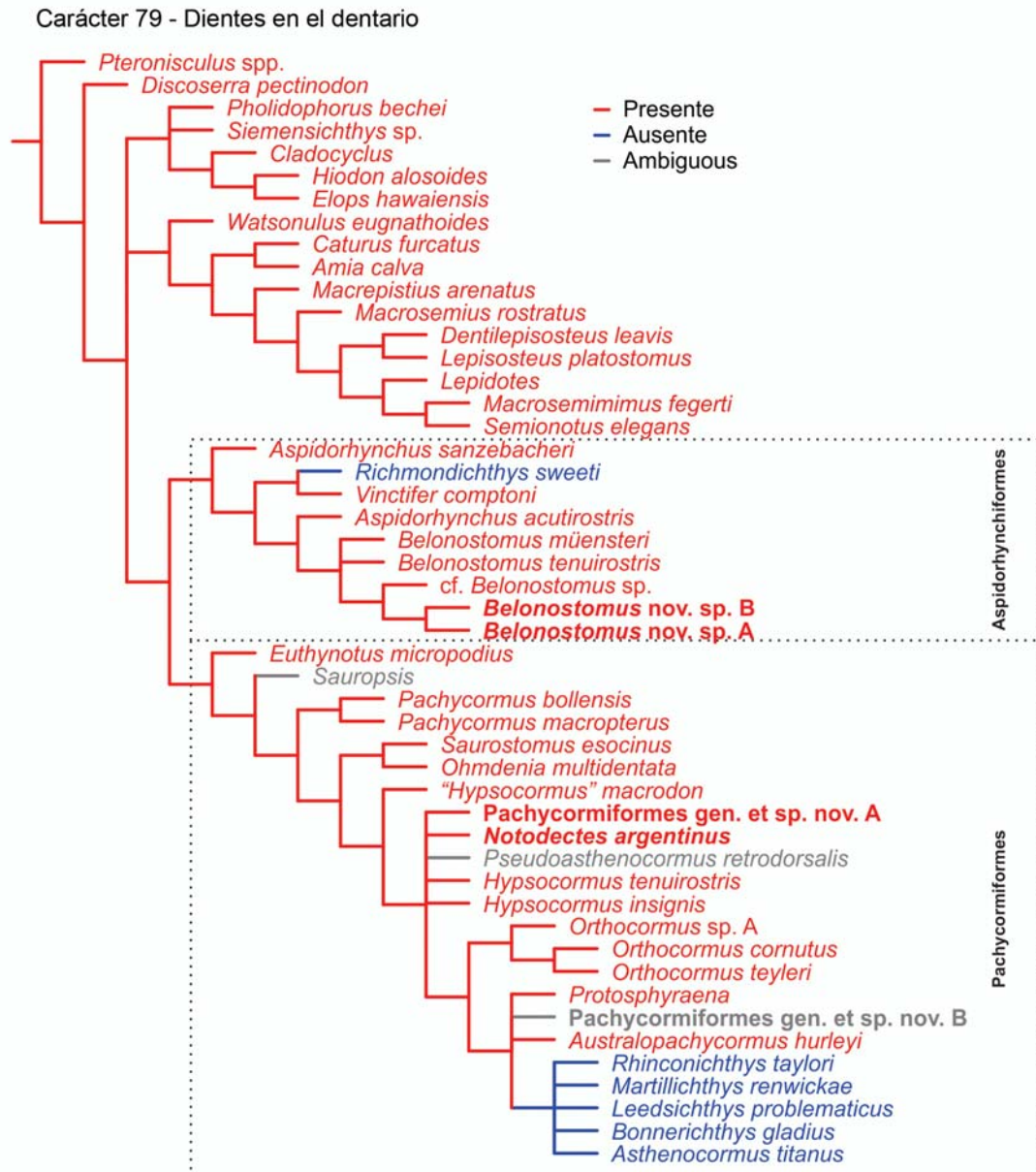


**Figura 5.45:** mapeo y optimización del carácter 39 (Tipo de ornamentación en los huesos dérmicos del cráneo) sobre el consenso estricto de 64 árboles igualmente parsimoniosos. La presencia de ornamentación suave (tubérculos y delicadas costillas) parece ser un carácter homoplásico compartido por algunos semionótidos y la mayoría de los paquicórmidos. La presencia de una fuerte ornamentación representa una reversión (homoplasia) al estado ancestral pero parecería ser una autapomorfía de *Notodectes argentinus* y *Protosphyraena*.

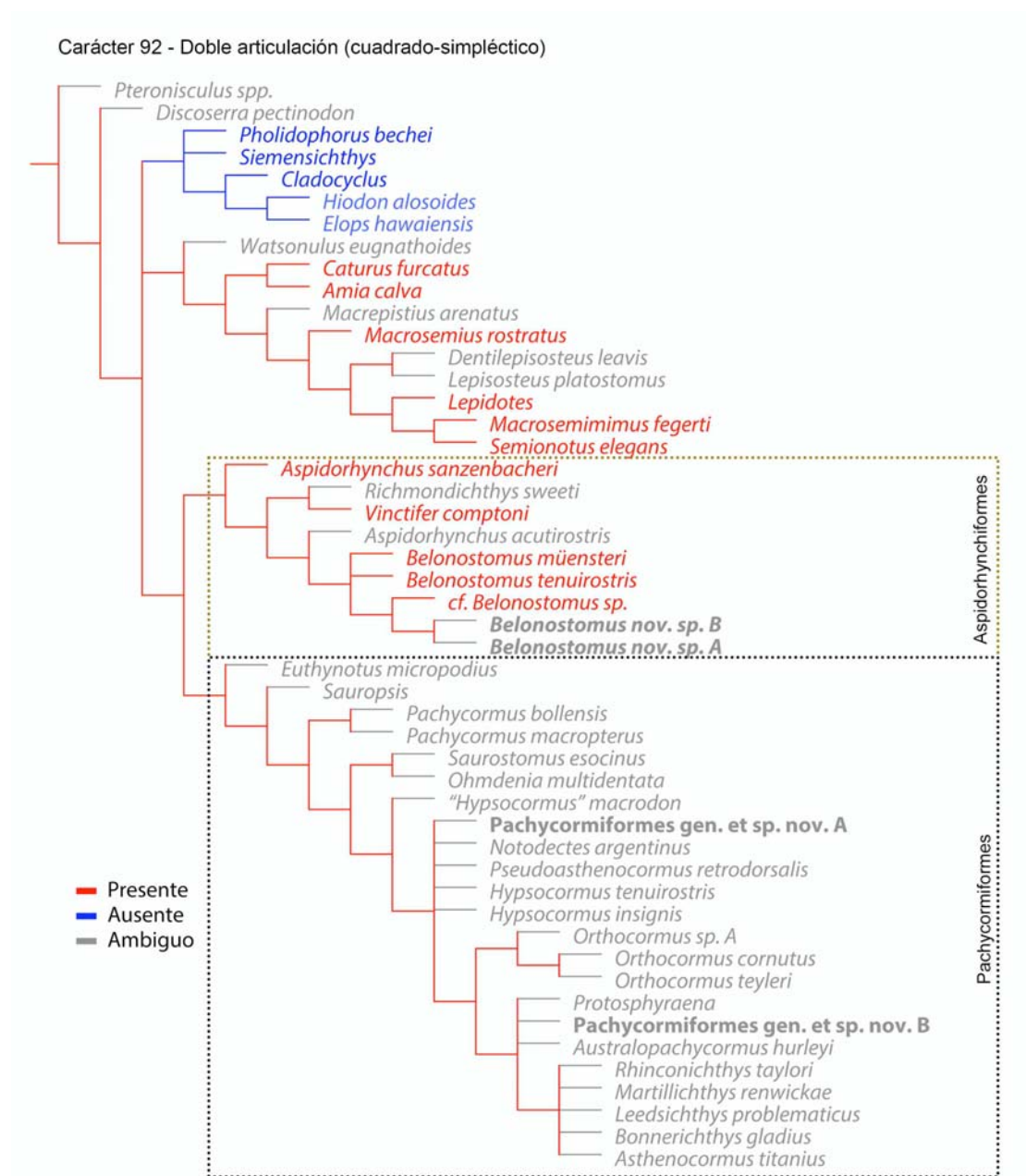


**Figura 5.46:** mapeo y optimización del carácter 75 (Posición del supramaxilar) sobre el consenso estricto de 64 árboles igualmente parsimoniosos. El estado 1 (postero-dorsal al maxilar) es un carácter único derivado compartido por Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes.



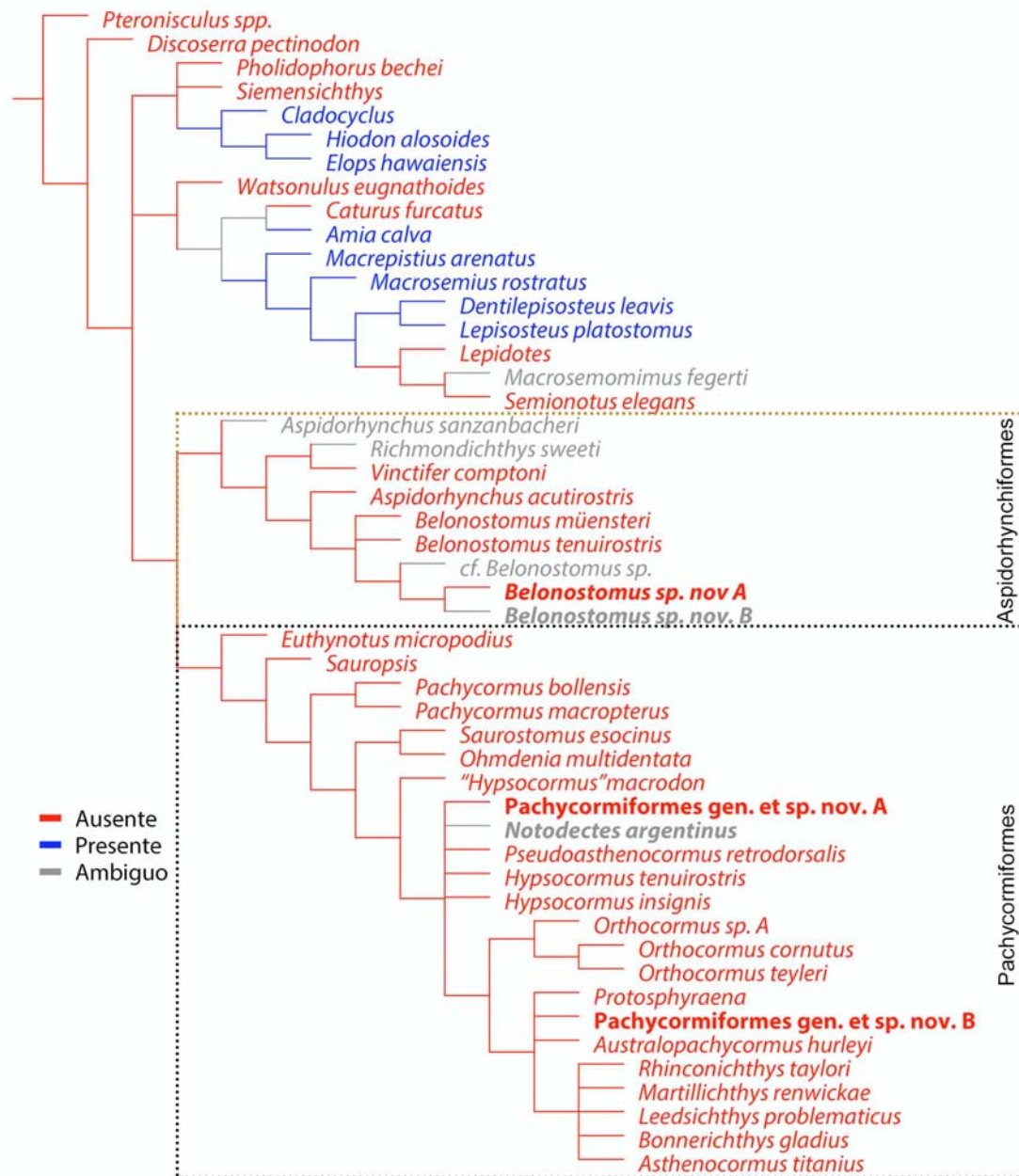


**Figura 5.47:** mapeo y optimización del carácter 79 (Dientes en el dentario) sobre el consenso estricto de 64 árboles igualmente parsimoniosos. La ausencia de dientes en el dentario es un carácter homoplásico (convergencia) compartido por los paquicórmidos edéntulos y el aspidorrínquido *Richmondichthys sweeti*.

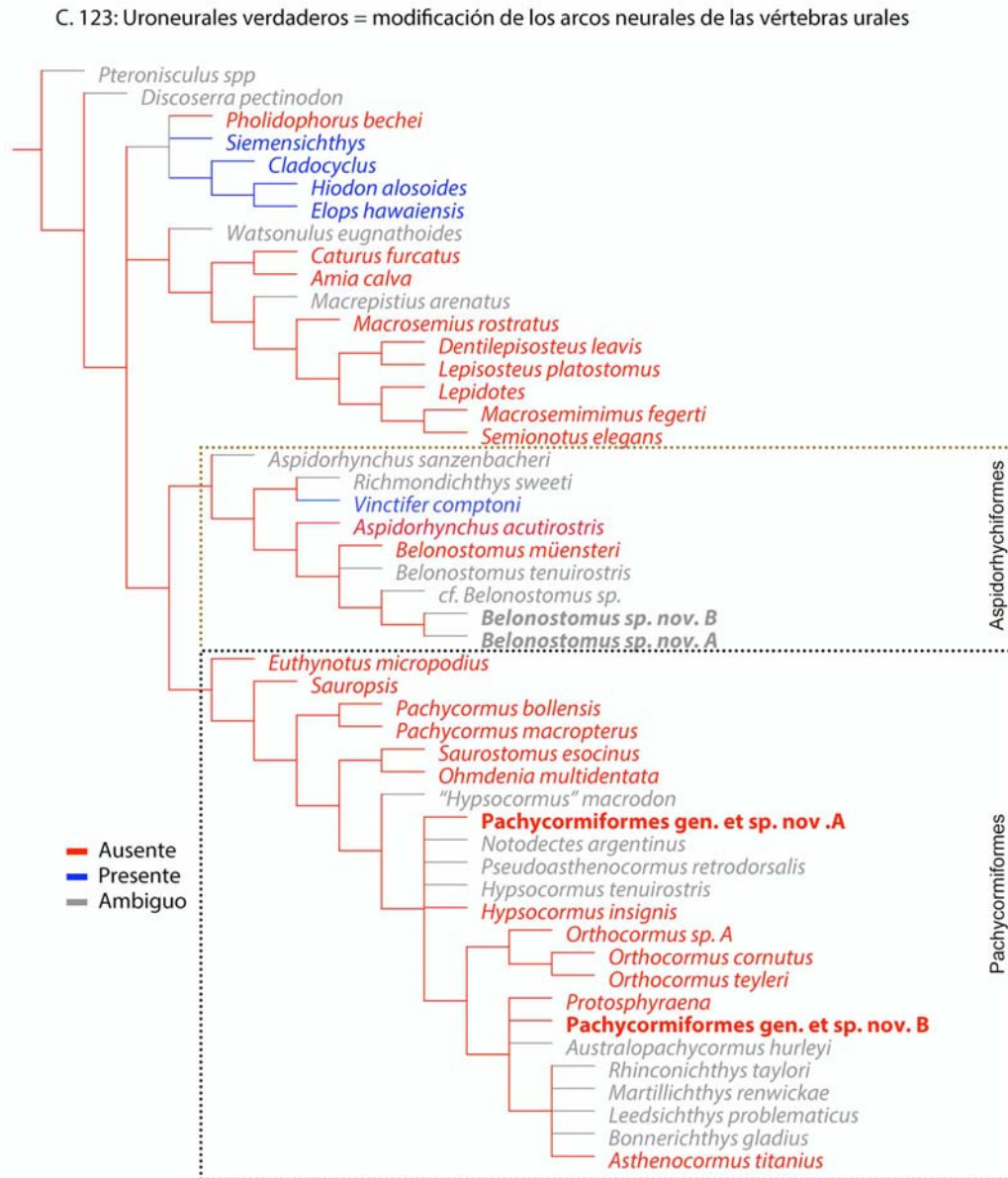


**Figura 5.48:** mapeo y optimización del carácter 92 (Doble articulación: cuadrado-simpléctico) sobre el consenso estricto de 64 árboles igualmente parsimoniosos. La ausencia de doble articulación es una sinapomorfía de teleósteos mientras que la presencia de doble articulación es un carácter primitivo y homoplásico que surgió independientemente.

Carácter 112- Arcocentro formando la mayor parte del cuerpo de la vértebra

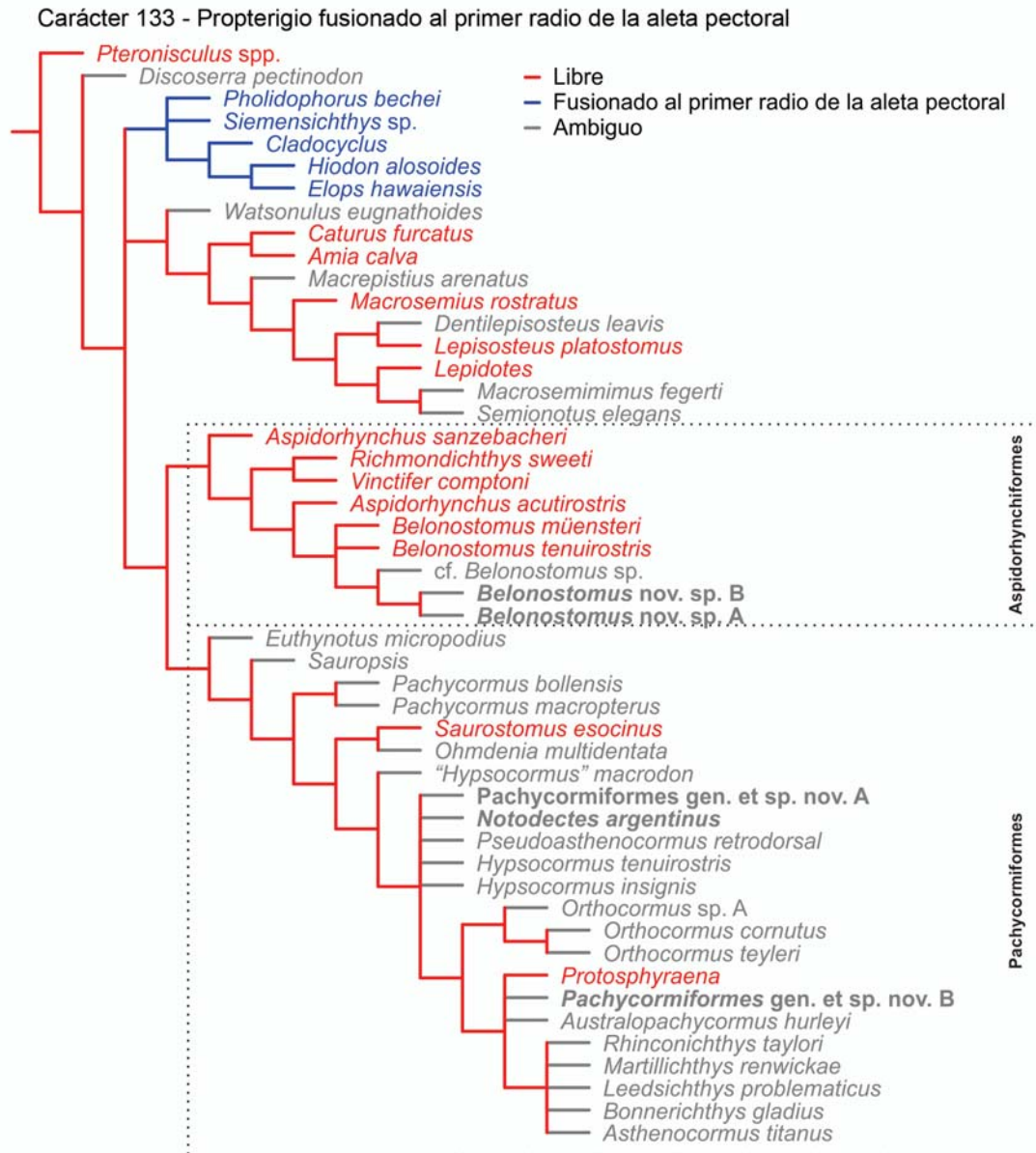


**Figura 5.49:** mapeo y optimización del carácter 112 (Arcocentro formando la mayor parte del cuerpo de la vértebra) sobre el consenso estricto de 64 árboles igualmente parsimoniosos. La presencia de arcocentro formando la mayor parte del cuerpo vertebral es una sinapomorfía de teleósteos.

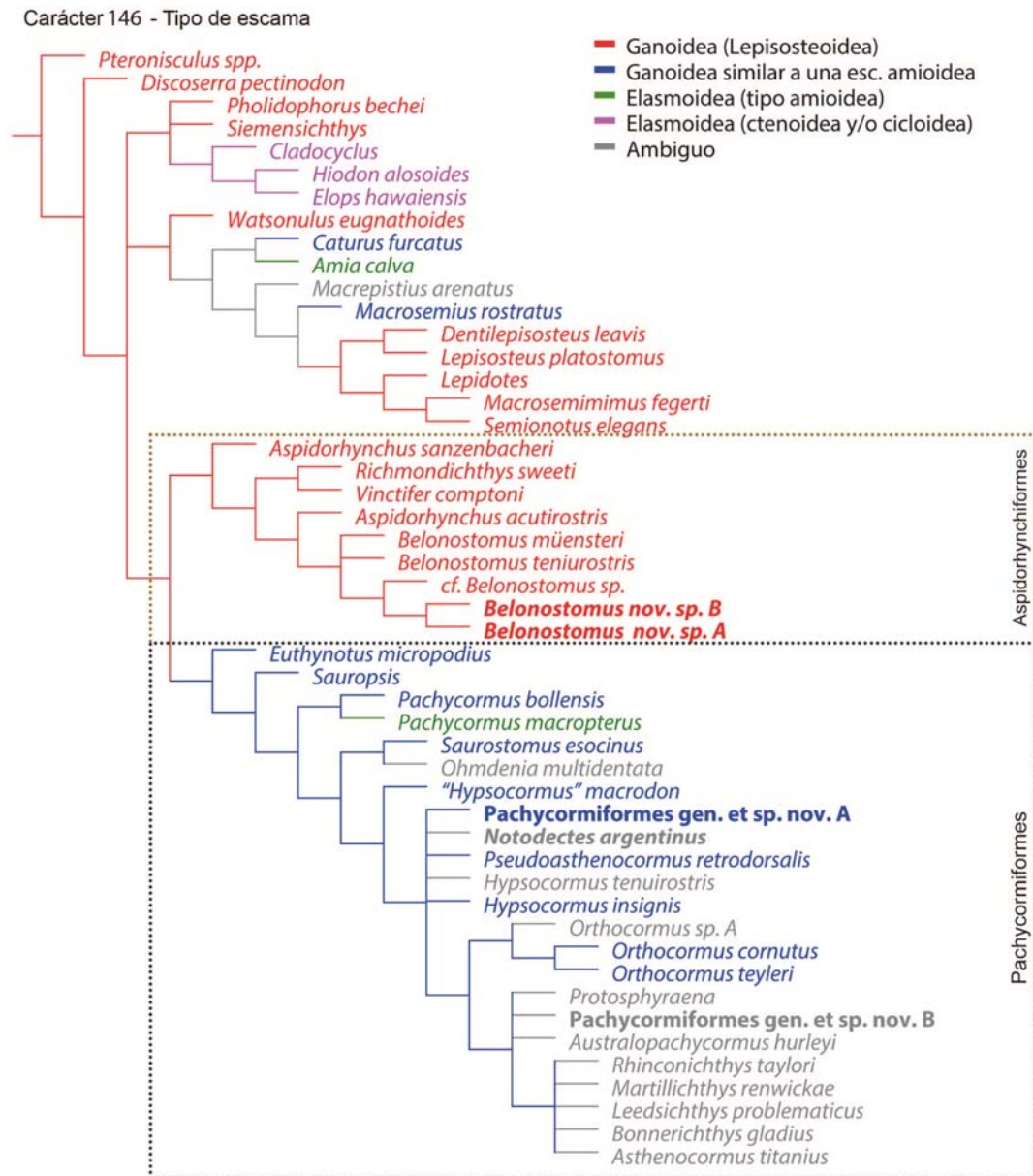


**Figura 5.50:** mapeo y optimización del carácter 123 (Uroneurales verdaderos = modificaciones de los arcos neurales de las vértebras urales [elementos pares]) sobre el consenso estricto de 64 árboles igualmente parsimoniosos. La presencia de uroneurales verdaderos es una sinapomorfía de teleósteos. Los elementos presentes en paquicórmidos y aspidorrínquidos no son homólogos de los uroneurales de teleósteos. Si *Vinctifer* tiene uroneurales verdaderos, esto podría representar una sinapomorfía del género.



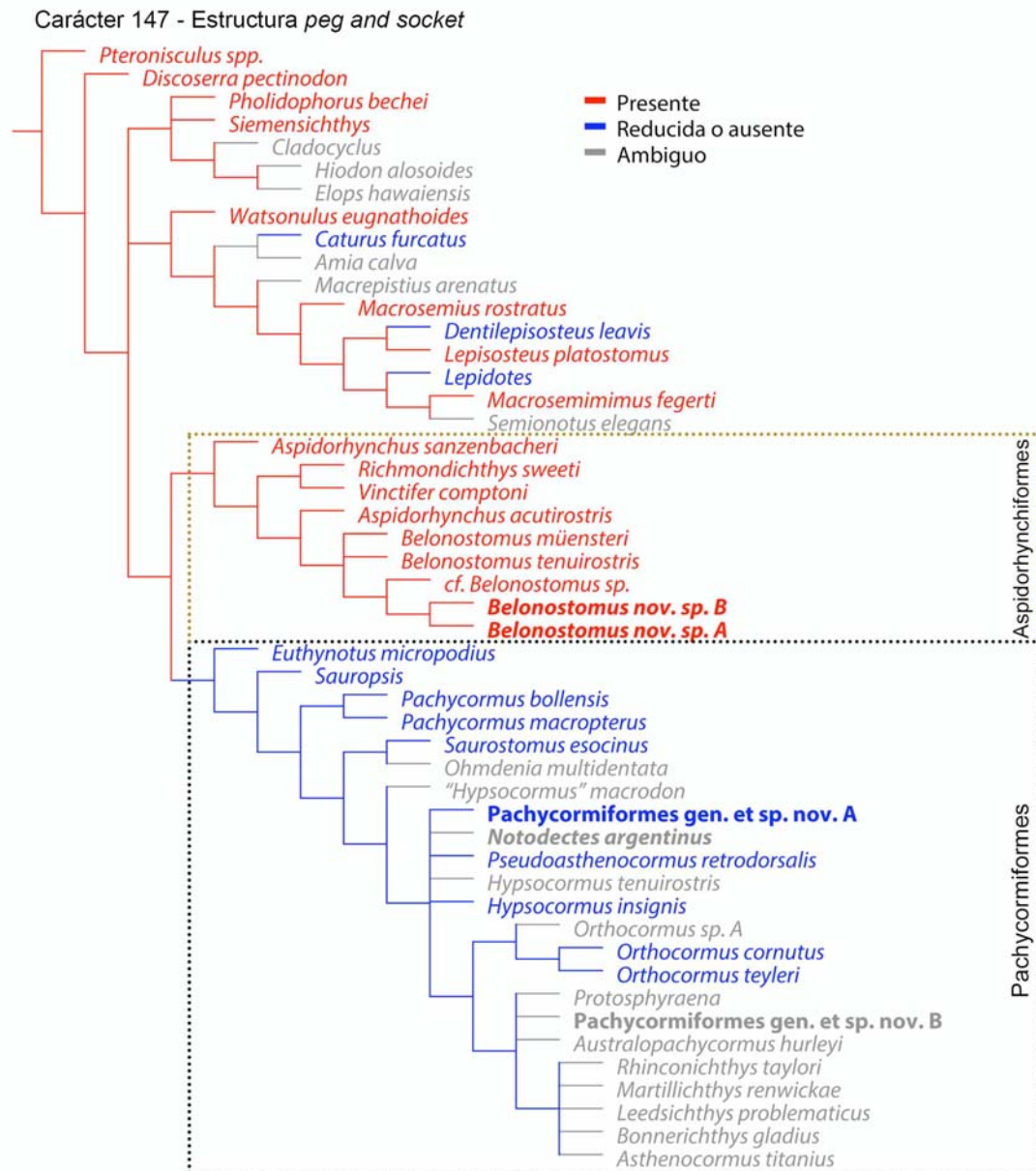


**Figura 5.51:** mapeo y optimización del carácter 133 (Propterigio fusionado al primer radio de la aleta pectoral) sobre el consenso estricto de 64 árboles igualmente parsimoniosos. La presencia de propterigio fusionado al primer radio de la aleta pectoral es una sinapomorfía de teleósteos. Los aspidorrínquidos tienen el propterigio libre. Entre los paucicórmidos, en los ejemplares en los que se conoce, el propterigio está libre, sin embargo en la mayor parte del grupo se desconoce.



**Figura 5.52:** mapeo y optimización del carácter 146 (Tipo de escama) sobre el consenso estricto de 64 árboles igualmente parsimoniosos. Paucicórmidos, algunos catúridos y macrosémidos comparten la presencia de escamas ganoides con estructura similar a las amioidas. *Pachycormus macropterus* presenta escamas tipo amioidas conjuntamente con *Amia calva* este carácter podría representar una sinapomorfía de *P. macropterus*. Los aspidorrínquidos tienen escamas ganoides típicas. Las escamas elasmoides son exclusivas de los teleosteos.





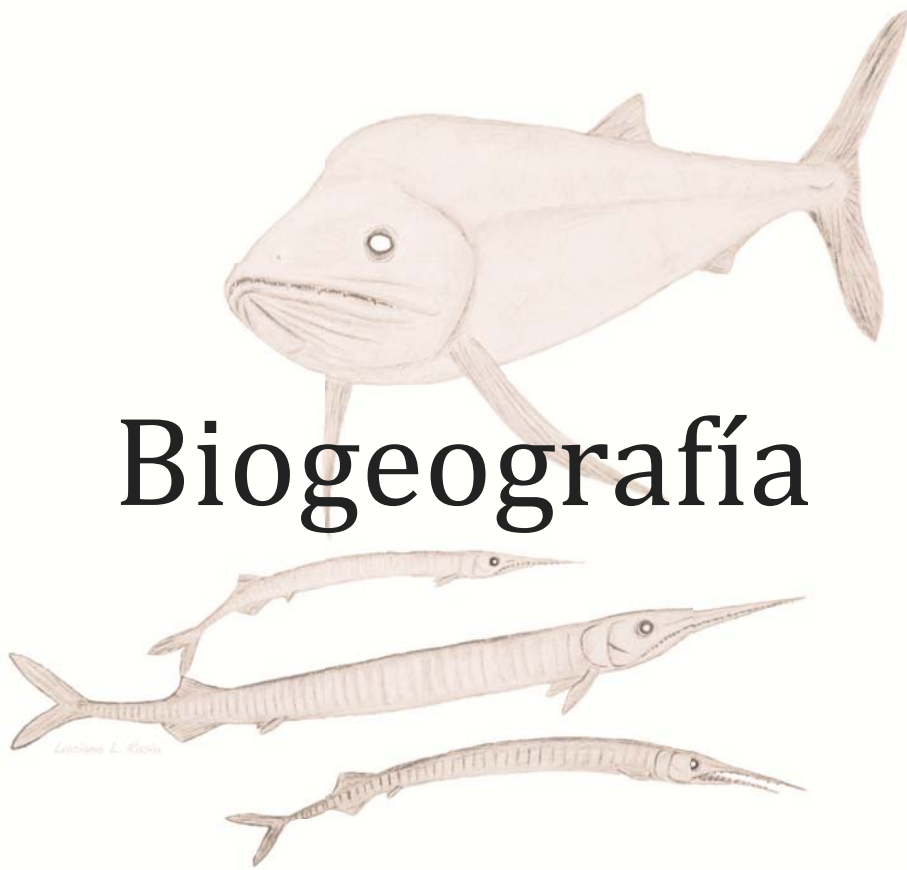
**Figura 5.53:** mapeo y optimización del carácter 147 (Estructura *peg and socket* en las escamas) sobre el consenso estricto de 64 árboles igualmente parsimoniosos. La reducción o pérdida de esta estructura es un carácter compartido entre paquicórmidos y los catúridos, algunos lepisosteidos y semionótidos. Es un carácter homoplásico que podría haber surgido independientemente y es derivado en estos grupos en donde está reducida o ausente.

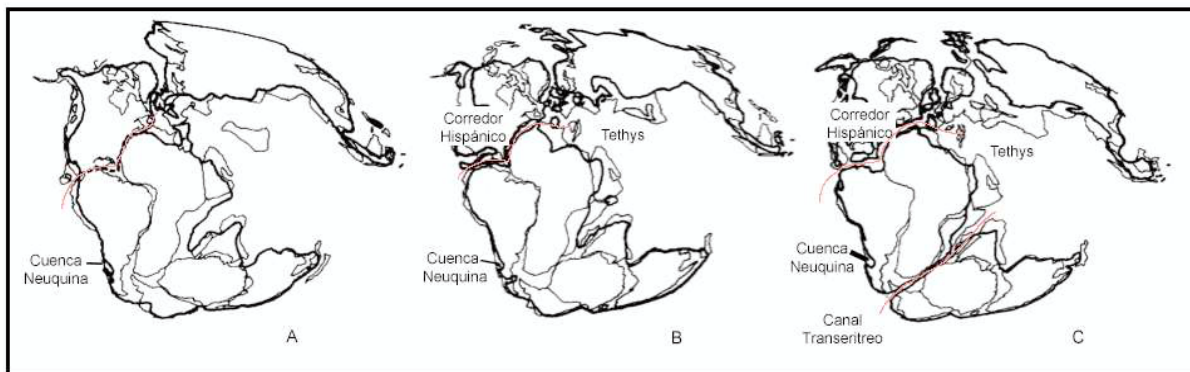
---

## Capítulo 6

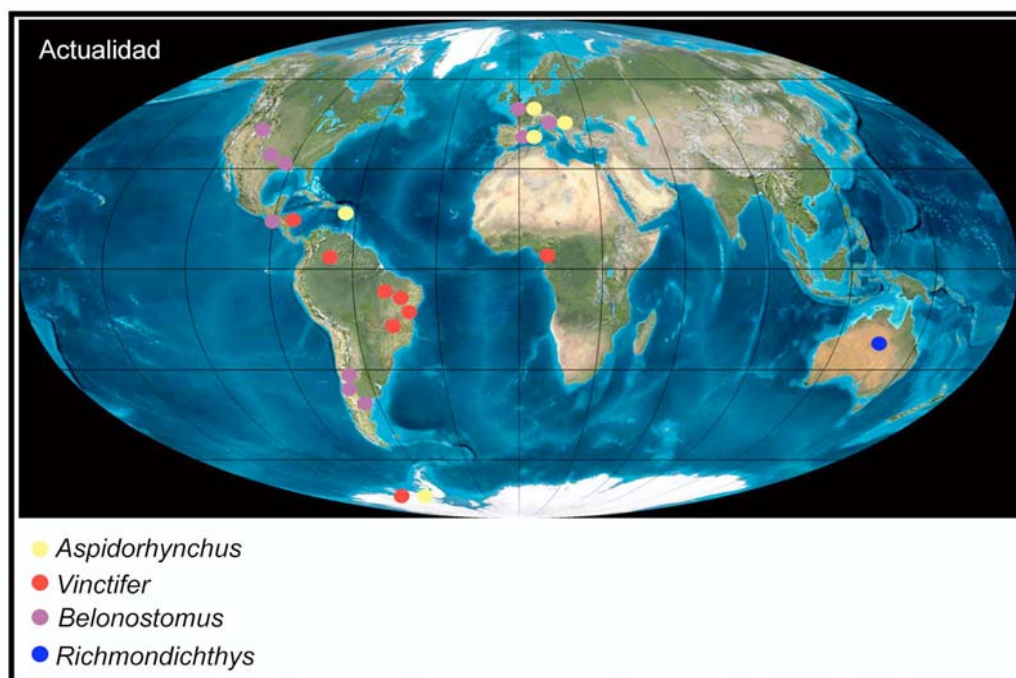
---

# Biogeografía

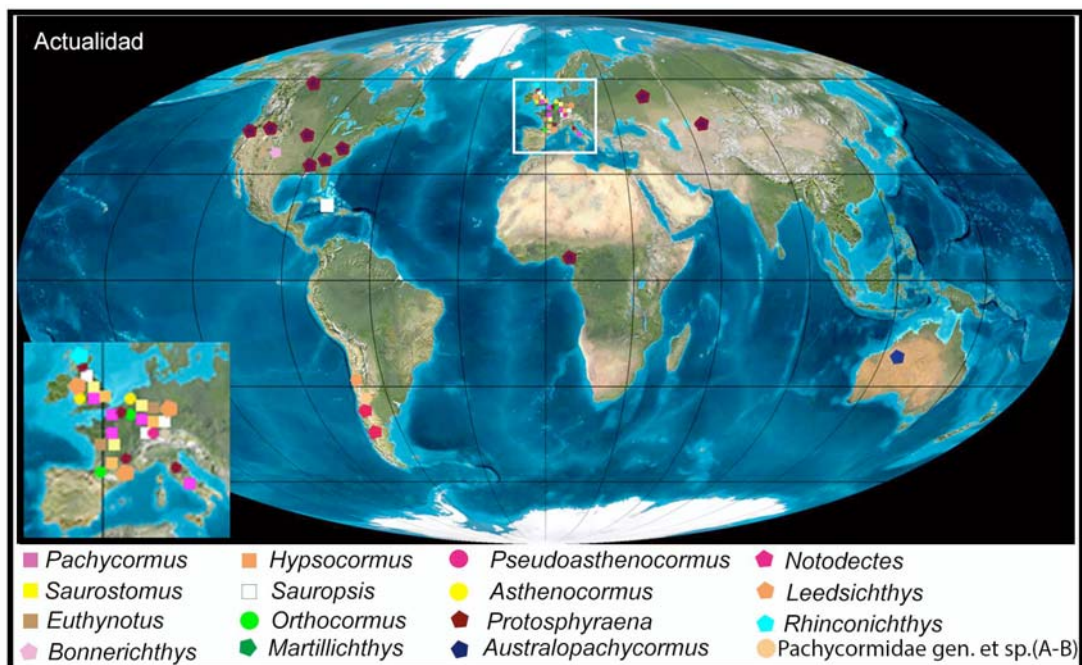




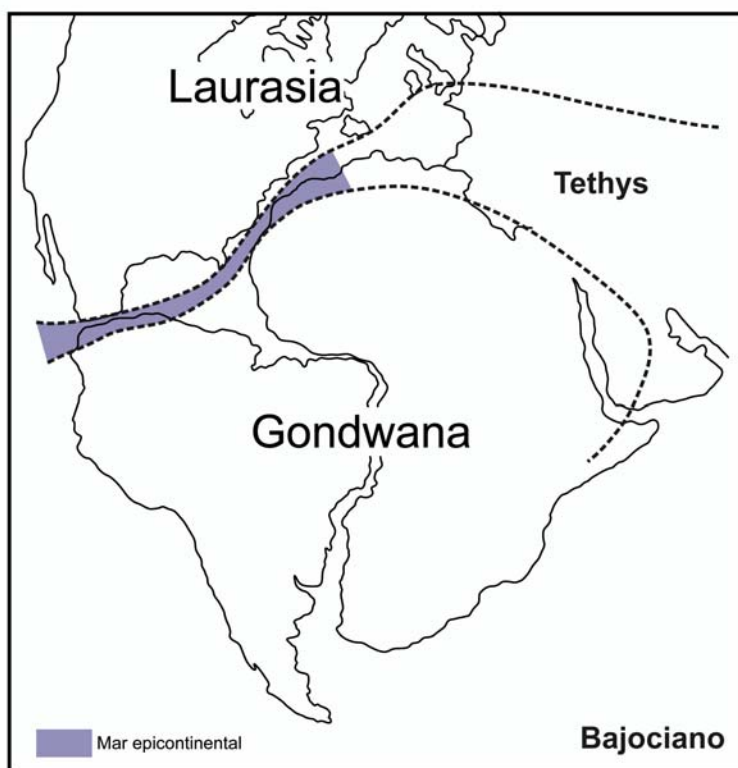
**Figura 6.1:** reconstrucción paleogeográfica **A**-Jurásico Temprano, **B**- Jurásico Medio, **C**- Jurásico Tardío. Modificado de Gasparini y Fernández (2005).



**Figura 6.2:** distribución geográfica de los géneros de Aspidorhynchiformes (Modificado de Brito 1997). Mapa tomado de Blakey (2009).

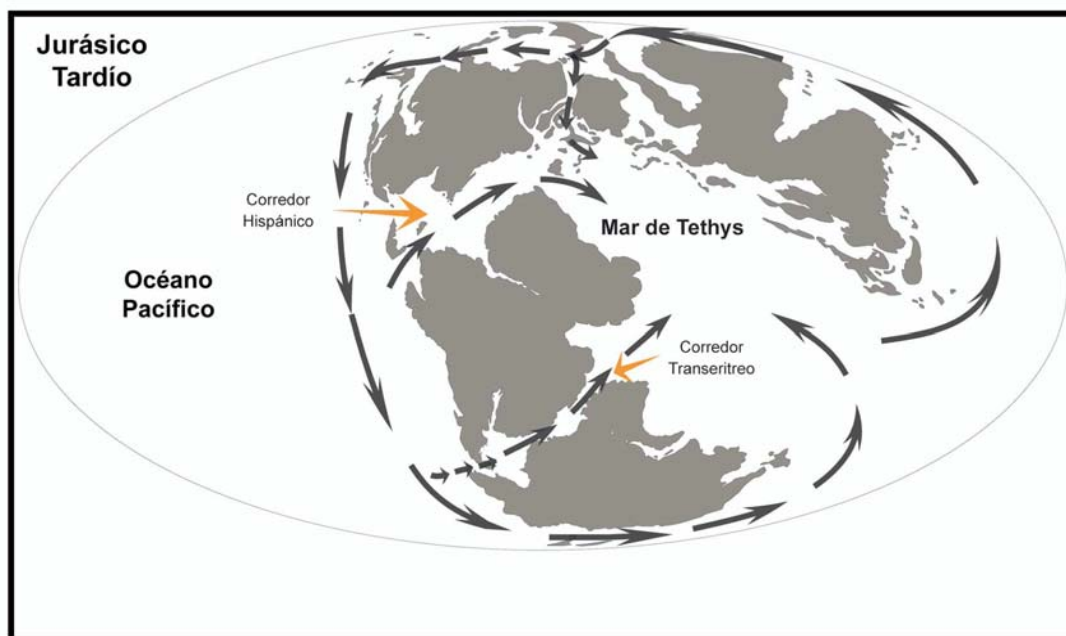


**Figura 6.3:** distribución de los géneros de Pachycormiformes. El recuadro blanco indica el sector ampliado en la derecha abajo (Europa). Mapa tomado de Blakey (2009).

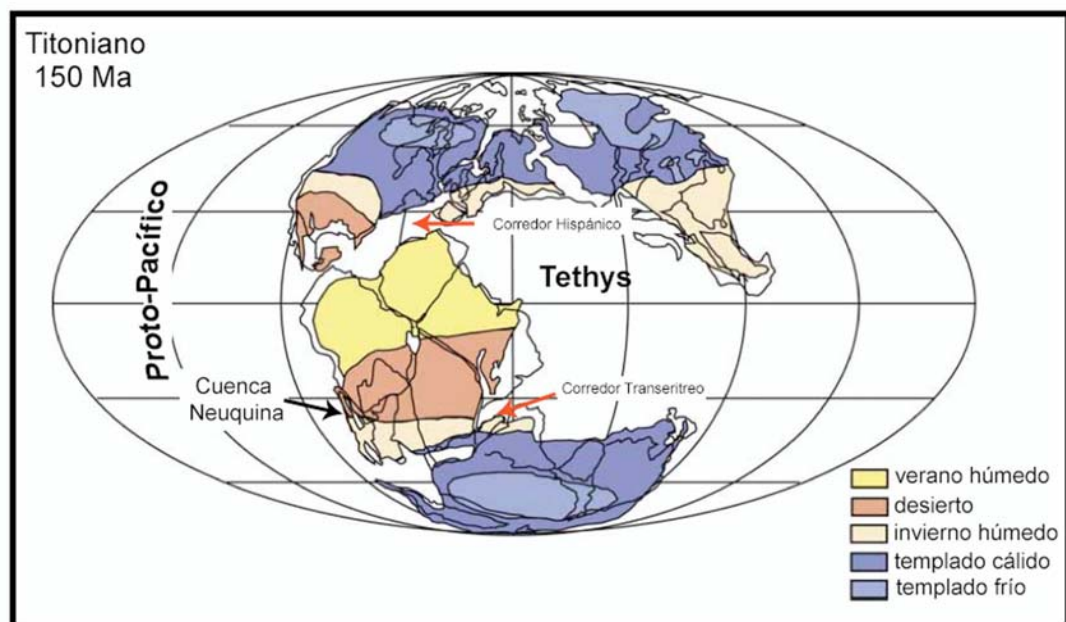


**Figura 6.4:** reconstrucción de Pangea durante el Bajociano cuando se Laurasia se separaba de Gondwana y se formaba el mar epicontinental precursor de la Cuenca del Caribe. Modificado de Bartok *et al.* (1985). Digitalización: L.L. Rasia.





**Figura 6.5:** posibles rutas de migración presentes en el Jurásico Tardío. Digitalización: L.L.Rasia.

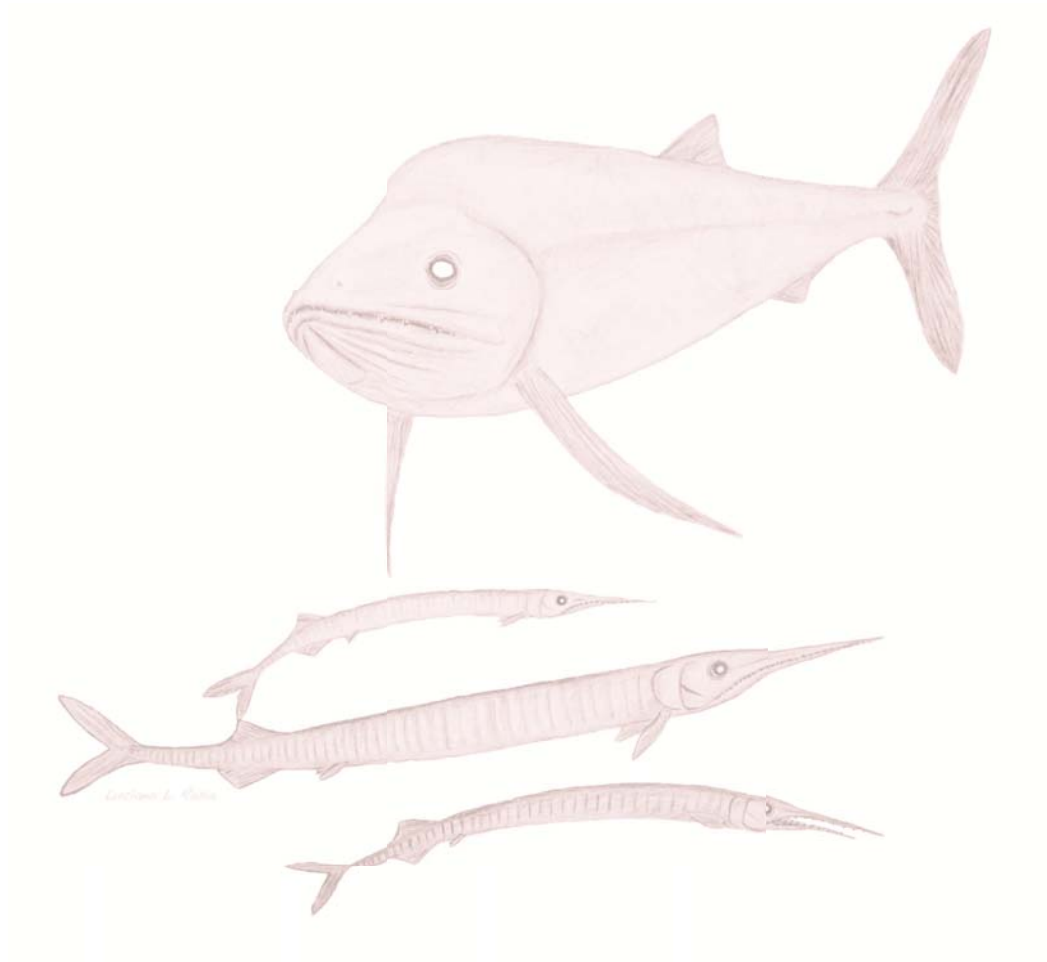


**Figura 6.6:** patrones de zonas climáticas inferidas para el Jurásico Tardío. Modificado de Vajda y Wigfross-Lange (2009).

---

# Apéndices

---





**Apéndice A: Materiales de comparación**

**Pachycormiformes**

*Pachycormus curtus* **MBf. 2348:** Fragmento posterior con aleta caudal completa. Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.

**MBf. 18092:** Fragmento anterior con cráneo, aletas pectorales y dorsal. Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.

**SMNS 55003:** Ejemplar completo. Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.

**SMNS 4204:** Ejemplar casi completo, falta el lóbulo ventral de la aleta caudal y parte de la aleta dorsal. Cráneo desarticulado y no muy bien preservado. Curcy, Francia. Jurásico superior.

*Pachycormus macropterus* **MBf. 18093:** Fragmento anterior con cráneo y aletas pectorales relativamente bien preservadas, aleta dorsal incompleta. Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.

**MBf. 18095:** Ejemplar completo, no muy bien preservado. Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.

**MBf. 1477:** Ejemplar completo preservado en vista ventral. Posidonienschiefer. Würtemberg, Alemania. Jurásico inferior.

**MBf. 12215:** Ejemplar completo. Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.

**SMNS 4204:** Cráneo preservado en tres dimensiones y aletas pectorales. Curcy, Francia. Jurásico superior.

**SMNS 4205:** canastilla branquial y restos del cleitro. Curcy, Francia. Jurásico superior.

<i>Pachycormus bollensis</i>	<p><b>MBf. 18091:</b> Fragmento de cráneo y aletas pectorales. Melzingen, Alemania. Jurásico inferior.</p> <p><b>SMNS 18189:</b> Ejemplar completo. Posidonienschiefer, Alemania. Jurásico inferior.</p>
<i>Pachycormus cotteavi</i>	<p><b>MBf. 18100:</b> Fragmento anterior con cráneo y aletas pectorales en vista ventral. Colombe, Francia. Jurásico inferior.</p>
<i>Pachycormus sp.</i>	<p><b>MBf. 2349:</b> Fragmento posterior con aleta anal bien preservada y fragmento de aleta dorsal. Jurásico inferior.</p> <p><b>MBf. 1809:</b> Fragmento anterior con cráneo relativamente bien preservado. Posidonia Shales, Alemania. Jurásico inferior.</p> <p><b>MBf. 18094:</b> Ejemplar completo. Posidonia Shales, Alemania. Jurásico inferior.</p> <p><b>MBf. 4941:</b> Fragmento anterior con cráneo preservado en vista latero-dorsal. Ohmden, Alemania. Jurásico inferior.</p> <p><b>MBf. 18099:</b> Ejemplar completo no muy bien preservado. Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.</p> <p><b>MBf. 15163:</b> Cráneo en vista lateral, dentario muy bien preservado. Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.</p> <p><b>SMNS 2472:</b> Ejemplar completo. Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.</p> <p><b>SMNS 51031:</b> Ejemplar completo. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.</p> <p><b>SMNS 54835:</b> Fragmento anterior con cráneo en vista ventral y muy desarticulado, aleta pectoral muy bien preservada. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.</p> <p><b>SMNS 55864:</b> Ejemplar completo. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.</p>

	<b>SMNS 87771:</b> Ejemplar completo. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.
	<b>SMNS 51905:</b> Ejemplar casi completamente preservado, falta la aleta caudal, en posición ventral. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.
	<b>SMNS 5104:</b> Fragmento anterior. Posidonienschiefer. Jurásico inferior. Lias superior.
	<b>SMNS 50809:</b> Fragmentos que consisten en: aleta caudal completa, primero radios de la aleta dorsal, aleta dorsal y fragmentos de ceratohiales. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.
	<b>SMNS 51199:</b> Fragmento anterior en posición ventral. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.
	<b>SMNS s/n:</b> Fragmento anterior con cráneo y aletas pectorales muy bien preservados, sin caudal. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.
<i>Saurostomus</i> sp.	<b>SMNS 52472:</b> Ejemplar completo. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.
	<b>SMNS 55857:</b> Cráneo en vista dorsal y aletas pectorales. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.
	<b>SMNS 55965:</b> Fragmentos aislados de cráneo y cintura pectoral. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.
	<b>SMNS 89547:</b> Cráneo en tres dimensiones. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.
Pachycormiformes (?)	<b>MBf. 4945:</b> Cráneo en vista ventral y aletas pectorales. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.

- Hypsocormus insignis*      **MBf. 1547:** Ejemplar completo cráneo no muy bien preservado. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
- JM-SOS 3554:** Ejemplar completo bien preservado. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
- JM-SOS 3919:** Ejemplar completo bien preservado. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
- JM-SOS 3916:** Ejemplar completo bien preservado. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
- JM-SOS 539:** Ejemplar completo muy bien preservado. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
- BSP AS VI 4 a/b (holotipo):** Ejemplar completo preservado como parte y contraparte. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
- SMNS 56650:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
- Hypsocormus "macrodon"*      **JM-SOS 3574:** Ejemplar completo con extremo anterior rotado y en posición ventral. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
- ? *Hypsocormus*      **SMNS 80492:** Fragmento de aleta caudal. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

<i>Euthynotus micropodius</i>	<b>MBf. 1485:</b> Ejemplar completo, faltan los extremos distales de los lóbulos de la aleta caudal. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.
<i>Euthynotus incognitus</i>	<b>SMNS 87729:</b> Ejemplar completo. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.
<i>Asthenocormus titanius</i>	<b>JM-SOS 542 a-b (neotipo):</b> Ejemplar completo, parte y contraparte. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior. <b>JM SOS 3556:</b> Ejemplar completo, faltan el extremo distal del lóbulo dorsal de la aleta caudal y el lóbulo ventral. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
<i>Pseudoasthenocormus retrodorsalis</i>	<b>BSP 1956 I 361 (holotipo):</b> Ejemplar casi completo falta todo el pedúnculo caudal y la aleta caudal completa. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
<i>Orthocormus cornutus</i>	<b>JM-SOS 357:</b> Ejemplar casi completo, falta el extremo anterior del cráneo y la aleta pectoral. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior. <b>JM-SOS 3571:</b> Ejemplar casi completo, el extremo anterior del cráneo está reconstruido. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior. <b>JM-SOS 3460:</b> Extremo posterior sin cráneo ni aleta pectoral. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

<i>Orthocormus sp.</i>	<b>JM-Scha 2418:</b> Cráneo y aletas pectorales bien preservadas. Schamhaupten, Alemania. Jurásico superior.
<i>Sauropsis sp.</i>	<p><b>JM-SOS 3459 a-b:</b> Ejemplar completo con extremo anterior que sufrió rotación quedando el cráneo y las aletas pectorales en vista ventral. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.</p> <p><b>JM-SOS 336 a-b:</b> Aleta caudal y pedúnculo caudal. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.</p> <p><b>JM-SOS 3574:</b> Ejemplar completo, el extremo anterior sufrió rotación quedando el cráneo y las aletas pectorales en vista ventral. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.</p> <p><b>JM-SOS 8281:</b> Esqueleto caudal completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.</p>
<i>Sauropsis longimanus</i>	<b>BSP AS VII 1089 (holotipo):</b> Ejemplar completo no muy bien preservado, faltan los extremos distales de los lóbulos caudales. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
<i>Sauropsis esocinus</i>	<b>SMNS 50736:</b> Ejemplar completo, preservado en vista ventral. Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.
<i>Saurostomus esocinus</i>	<p><b>SMNS 51144:</b> Ejemplar completo. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico superior.</p> <p><b>SMNS 56982:</b> Ejemplar completo. Posidonienschiefer, Holzmaden. Jurásico superior.</p> <p><b>SMNS 12576:</b> Ejemplar completo. Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.</p>



**SMNS 53987:** Fragmentos de cráneo y radios desarticulados. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico superior.

**SMNS 50736:** Ejemplar completo en vista ventral. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico superior.

**SMNS 87768:** Ejemplar completo en vista ventral. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico superior.

### **Aspidorhynchiformes**

*Aspidorhynchus sp.*

**SMNS 80431/46:** Fragmento anterior desarticulado y asociado. Kimmeridgian superior, Zona Beckeri, Subzona Ulmense Nusplinger *Plattenkalk*.

**SMNS 95445/7:** Fragmento anterior desarticulado y asociado. Nusplinger, Alemania, Jurásico superior.

*Aspidorhynchus acutirostris* **MBf. 3527:** Cráneo articulado. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 2836:** Fragmento anterior del cuerpo con cráneo parcialmente preservado y articulado. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 3552:** Molde de yeso de un cráneo y extremo anterior del cuerpo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 3526:** Fragmentos del cráneo desarticulados y aleta pectoral. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM 1997 III:** Cráneo desarticulado, cintura escapular y aleta pectoral. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 4375:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 4609:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**SMNS 10401:** Ejemplar completo y desarticulado. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**SMNS 80253:** Ejemplar completo. Eichstätt Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**SMNS 87934/8:** Ejemplar completo. Nusplinger, Alemania, Jurásico superior.

*Aspidorhynchus sanzenbacheri*      **JM-ETT 102:** Ejemplar completo. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.  
**JM-ETT 101 (holotipo):** Ejemplar completo. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.  
**JM-ETT 1583:** Huesos aislados. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.  
**JM-ETT 18:** Ejemplar completo. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Belonostomus sp.*

**MBf. 3559:** Ejemplar completo pero muy desarticulado, algunos sectores del cuerpo tienen las escamas completamente articuladas y en la posición que ocupaban en vida. Kapfelberg/Kelheim, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 3535:** Ejemplar completo (juvenil). Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 3541:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 5086:** Fragmento anterior de un pez. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 5034:** Ejemplar completo, juvenil no muy bien preservado. Schamphauten, Alemania. Jurásico superior.

**JM-ETT 882 a:** Fragmento posterior de un juvenil. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-ETT 981:** Fragmento anterior de un juvenil. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 3258 a 3/2:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-Moe 114:** Cráneo parcialmente articulado.

**JM-Scha 45 b:** Fragmento anterior de un juvenil. Schamphauten, Alemania. Jurásico superior.

**JM-Scha 1467:** Ejemplar juvenil completo. Schamphauten, Alemania. Jurásico superior.

**JM-Scha 1991:** Aspidorhynchidae cf. *Belonostomus*. Cráneo. Schamphauten, Alemania. Jurásico superior.

**JM-Scha 1466 a+b:** Cráneo. Schamphauten, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 3259:** Ejemplar juvenil completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM SOS 2842 a+b:** Cráneo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**SMNS 18889:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**SMNS 86704:** Fragmento anterior. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

Aspidorhynchiformes cf. *Belonostomus*    **JM-ETT 123 a:** Ejemplar juvenil completo con un teleósteo en la boca. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-ETT s/n:** Ejemplar completo. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-ETT 1900:** Ejemplar completo. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-ETT 117:** Ejemplar completo. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-ETT 49 a:** Ejemplar completo. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-ETT 1941:** Ejemplar incompleto (sin cráneo). Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-ETT 17a:** Ejemplar completo. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-ETT 128:** Ejemplar completo. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Belonostomus cf. tenuirostris*

**JM-SOS 3044 a-b:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Belonostomus acutus*

**MBf. 3525:** Cráneo. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 18111:** Cráneo. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 18118:** Cráneo. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 18116:** Fragmentos de mandíbula superior e inferior. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico superior.

*Belonostomus muensteri*

**MBf. 3508:** Ejemplar casi completo (falta la aleta caudal). Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 3545:** Ejemplar fragmentario. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 3540:** Fragmento anterior de un pez. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 3544:** Fragmento de pez. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 3542 a+b:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 3568:** Fragmento anterior (cráneo y parte anterior). Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 1595 1+2:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**NHML (holotipo) P3801:** Fragmento anterior. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Belonostomus tenuirostris*

**MBf. 3570:** Cráneo. Posidonienschiefer, Holzmaden, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 3578:** Cráneo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 3539:** Ejemplar casi completo, mal preservado. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.



**JM-SOS 2844:** Ejemplar completo, esqueleto caudal muy bien preservado. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 2841:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 2849 3/2 1:** Cráneo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 2846:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**SMNS 86367:** Ejemplar parcialmente preservado (falta aleta caudal). Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Belonostomus kochii*

**MBf. 3572 1-2:** Esqueleto caudal completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**NR AS VII. 1068 (holotipo):** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Vinctifer comptoni*

**MBf. 3585:** Cráneo parcialmente preservado. Caerá, Brasil Cretácico inferior.

**MBf. 2837:** Molde de latex de escamas. Caerá, Brasil Cretácico inferior.

**MBf. 3591 1-2:** Cráneo parcialmente articulado. Caerá, Brasil Cretácico inferior.

**Ginglymodi**

## Semionotiformes

*Lepidotes elvensis*

**MB. f 1372:** Ejemplar completo. Holzmaden, Alemania. Jurásico inferior.

## Halecomorphi

### Caturidae

Caturidae

**JM-SOS 3344:** Ejemplar completo. Calizas de Zandt, Alemania. Jurásico superior.

*Caturus sp.*

**MBf. 15609:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 2391:** Cráneo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 3345:** Ejemplar completo. Calizas de Zandt, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 3170:** Cráneo en vista ventral parcialmente articulado. Calizas de Zandt, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 7961:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 4061:** Fragmentos aislados (maxilar, cinturas escapulares, escamas). Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 3996:** Cráneo y aleta pectoral completamente articulada. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 3245a:** Ejemplar completo, cráneo en vista dorsal. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**SMNS 80431:18:** Esqueleto caudal. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**SMNS 89546:** Cráneo en tres dimensiones. Condado de Yorkshire, Inglaterra, Jurásico inferior.

*Caturus latus*

**MBf. 2827:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Caturus furcatus*

**MBf. 1381:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 1583:** Aleta caudal. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 1581 1+2:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 1580 1:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 3365:** Ejemplar completo. Calizas de Zandt, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 3057:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 3034:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 3448:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 4023 a+b:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**BSP AS VII 263 (holotipo):** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**SMNS 80144/23:** Ejemplar completo y desarticulado. Nusplinger, Alemania. Jurásico superior.

**SMNS 80440/50:** Cráneo en vista ventral. Nusplinger, Alemania. Jurásico superior.

**SMNS 86901/37:** Ejemplar completo y desarticulado. Nusplinger, Alemania. Jurásico superior.

**SMNS 95361/3:** Ejemplar completo y desarticulado. Nusplinger, Alemania. Jurásico superior.

**SMNS 95361/3:** Ejemplar completo y desarticulado. Nusplinger, Alemania. Jurásico superior.

*Caturus macrurus*

**MBf. 15629:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Caturus microchirus*

**MBf. 15636:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 2390:** Cráneo parcialmente preservado. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**MBf. 14647 a+b:** Juvenil completo parcialmente preservado. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Caturus striata*

**MBf. 3853:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Caturus radians*

**MBf. 15638:** Cráneo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

<i>Caturus brevicostatus</i>	<b>MBf. 3850:</b> Ejemplar casi completo (faltan radios de la aleta caudal). Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
<i>Caturus elongatus</i>	<b>MBf. 3851:</b> Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
<i>Caturus giganteus</i>	<b>JM-SOS 3573:</b> Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
<i>Amblysemius bellicanus</i>	<b>JM-SOS 4607:</b> Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
<i>Amblysemius pachyurus</i>	<b>JM-SOS 3243 a+b:</b> Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior. <b>JM-SOS 4283:</b> Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

### Furidae

<i>Furo sp.</i>	<b>s/n (Museo Berger):</b> Fragmento anterior de un pez completamente articulado. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior. <b>JM ETT 977:</b> Ejemplar completo, sin aleta caudal. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
-----------------	---

**JM-SOS 4073:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**SMNS 86901-4:** Ejemplar completo. Nusplinger, Alemania. Jurásico superior.

*Furo latimanus*

**JM-SOS 2814:** Ejemplar completo parcialmente articulado. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 3136:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Furo microlepidotus*

**JM-SOS 3054:** Cráneo parcialmente articulado y completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Furo longiserratus*

**JM-SOS 3123:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

**JM-SOS 3124:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Furo cf. praelongus*

**SMNS 95159-3:** Ejemplar completo con cráneo desarticulado. Nusplinger, Alemania. Jurásico superior.

## Macrosemidae



<i>Notagodus sp.</i>	<b>JM ETT 82a:</b> Juvenil completo. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior. <b>JM ETT 979:</b> Ejemplar completo con cráneo parcialmente preservado. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
<i>Notagodus furneri</i>	<b>150. 746 (Lyon):</b> Ejemplar completo. Calizas litográficas de Cerin, Francia. Jurásico superior.
<i>Macrosemius rostratus</i>	<b>JM-SOS 3090a:</b> Fragmento anterior completamente articulado. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
<i>Macrosemius latiusculus</i>	<b>MBf. 15581:</b> Fragmento anterior principalmente preservado como impresión. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
<i>Propterus elongatus</i>	<b>SMNS 59755:</b> Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

### Ophiopsidae

<i>Ophiopsis sp.</i>	<b>JM ETT 136:</b> Fragmento posterior con aleta caudal completamente articulada. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior. <b>JM ETT 1896:</b> Fragmento anterior completamente articulado. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.
----------------------	---

*Ophiopsis attenuata*      **JM ETT 4089:** Ejemplar completo. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.  
**JM-SOS 3075:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Ophiopsis procera*      **JM-SOS 2256:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

### Amiidae

*Liodesmus*      **JM-SOS 3435 3/4 1:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Amiopsis lepidota*      **JM ETT 284:** Ejemplar completo. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.  
**JM ETT 852:** Ejemplar completo. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Solenhofamia (Urocles ovatus)*      **JM-SOS 3945:** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Calamopleuros mawsoni (Urocles (Megalurus) elegantissimus)*      **MBf. 9767** Ejemplar completo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.  
**MBf. 18083:** Ejemplar casi completo (falta extremo anterior del cráneo). Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Calamopleurus cylindricus* **SMNS 51884:** Cráneo. Calizas litográficas de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

### **Halecomorphi *incertae sedis*, Pycnodontiformes**

*Tubomesodon elegans* **JM-ETT 66:** Ejemplar completo. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Proscinetes sp.* **JM-ETT 171:** Ejemplar completo. Ettling, 50 km E-SE de Solnhofen, Alemania. Jurásico superior.

*Gyrodus sp.* **MBf. 1691:** Placa dentaria vomerina.

### **Teleosteomorpha (*sensu* Arratia 2001)**

#### **“Pholidophoriformes”**

*“Pholidophorus” sp.* **SMNS 80431-69:** Ejemplar completo en vista ventral. Nusplinger, Alemania. Jurásico superior.

*Siemensichthys siemesi* **SMNS 95398/6:** Fragmento anterior. Desarticulado pero asociado. Nusplinger, Alemania. Jurásico superior.

**Apéndice B**

Tabla de medidas: longitud estándar [LS] y longitud del cráneo [LC] de algunos peces Pachycormiformes examinados.

<b>Materiales</b>	<b>LS</b>	<b>LC</b>
<i>Pachycormus bollensis</i> MBf. 12215	690	205
<i>P. bollensis</i> SMNS 18189	830	250
<i>Pachycormus</i> sp. SMNS 2472	730	200
<i>Pachycormus</i> sp. SMNS 55864	-	45
<i>Orthocormus cornutus</i> JM SOS 3157	106	22,26
<i>O. teyleri</i> T. 14836	540	135
<i>Asthenocormus titanius</i> JM SOS 542 a+b	1500	396
<i>Pseudoasthenocormus retrodorsalis</i> BSP. 1956.I.361	1800	157,4
<i>Hypsocormus "macrodon"</i> JM SOS 3574	1500	264
<i>H. insignis</i> JM SOS 5399	585	140
<i>Hypsocormus</i> sp. BSP 1964.XX III 524	-	135
<i>Sauropsis latimanus</i> JM SOS 3046	245	65
<i>Notodectes</i> nov. sp. A MOZ-Pv 3081a	-	130
<i>Notodectes</i> nov. sp. A MOZ-Pv 3081b	-	160

\*las medidas están expresadas en mm.

## Apéndice C

Tabla en donde se pueden encontrar las principales diferencias entre los distintos géneros de *Aspidorhynchiformes*.

Géneros/caracteres	<i>Aspidorhynchus</i>	<i>Belonostomus</i>	<i>Vinctifer</i>	<i>Richmondichthys</i>
<b>Woodward 1895</b>	Mandíbula superior mucho más larga que la mandíbula inferior	Mandíbula superior e inferior de la misma longitud	No reconocido hasta esta fecha	No reconocido hasta esta fecha
<b>Maisey 1991, Brito 1997, Bartholomai 2004</b>	Predentario corto	Predentario largo	Predentario corto	Predentario corto
<b>Maisey 1991, Bartholomai 2004</b>	Parte anterior del rostro sin dientes	Parte anterior del rostro sin dientes	Parte anterior del rostro sin dientes	Rostro edéntulo
<b>Brito 1997, Bartholomai 2004</b>	Premaxilar con dientes bien desarrollados	Premaxilar con dientes bien desarrollados	Premaxilar con dientes pobremente desarrollados o ausentes	Premaxilar edéntulo
<b>Maisey 1991, Brito 1997, Bartholomai 2004</b>	Maxilar con expansión dorsal	Maxilar con expansión dorsal	Maxilar con expansión ventro-posterior	Maxilar con expansión ventro-posterior
<b>Brito 1997, esta tesis</b>	Paraesfenoides con dientes	Paraesfenoides con dientes granulares	Paraesfenoides edéntulo	
<b>Maisey 1991, esta tesis</b>	Dermoesfenótico que no alcanza el opérculo	Dermoesfenótico puede o no alcanzar el borde posterior del opérculo.	Dermoesfenótico que no alcanza el opérculo	
<b>Brito 1997, Bartholomai 2004, esta tesis</b>	U1 y U2 no fusionados	U1 y U2 no fusionados	U1 + U2 fusionados	-
<b>Brito 1997, esta tesis</b>	H1 e H2 separados	H1 e H2 en algunos ejemplares fusionados proximalmente	H1 + H2 fusionados proximalmente	
<b>Maisey 1991, Brito 1997, Bartholomai 2004, esta tesis</b>	Escamas de los flancos todas del mismo tamaño	Escamas de la línea lateral mucho más profundas que las inmediatamente superiores e inferiores/los de esta tesis con escamas de la línea lateral levemente más profundas que las inmediatamente superiores e inferiores	Escamas de la línea lateral mucho más profundas que las inmediatamente superiores e inferiores	Escamas de la línea lateral mucho más profundas que las inmediatamente superiores e inferiores
<b>Maisey 1991, Brito 1997, Bartholomai 2004</b>	Ganoina ausente	Ganoina presente	Ganoina presente	Ganoina presente

<b>Brito 1997</b>	Lóbulos de la aleta caudal de distinta longitud, el hypaxial más desarrollado que el epaxial	Ambos lóbulos de la aleta caudal con la misma longitud	Ambos lóbulos de la aleta caudal con la misma longitud	
<b>Forey et al., 2003, esta tesis</b>	Contacto entre predentario y dentario= sincondrosis	Contacto entre predentario y dentario en forma de "V" ambos huesos completamente desarrollados	Contacto entre predentario y dentario= sincondrosis	
<b>Forey et al., 2003</b>	Parte más profunda del cuerpo a nivel del primer tercio de la longitud estándar	Parte más profunda del cuerpo a nivel del opérculo	Parte más profunda del cuerpo a nivel del primer tercio de la longitud estándar	
<b>Esta tesis</b>	Canal accesorio en el preopérculo	Canal accesorio en el preopérculo/ los ejemplares descritos en esta tesis no tienen canal accesorio en el preopérculo	Ausencia de canal accesorio en el preopérculo	Ausencia de canal accesorio en el preopérculo



Taxones/Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Pteronisculus spp</i>	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0
<i>Amia calva</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	1	-	?	1	0	1	2	1	0	1
<i>Caturus furcatus</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	1	-	?	1	0	1	2	0	1	1
<i>Discoserra pectinodon</i>	0	?	?	?	1	0	0	0	0	1	?	1	0	0	0&2	?	?	1
<i>Elops hawaiiensis</i>	0	?	?	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	2	3	1	1	1
<i>Hiodon alosoides</i>	0	?	?	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	2	3	1	1	1
<i>Hypsocormus insignis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hypsocormus tenuirostris</i>	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Asthenocormus titanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudoasthenocormus retrodorsalis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bonnerichthys gladius</i>	0	?	?	?	1	?	?	0	0	0	0	?	0	?	?	?	?	?
<i>Australopachycormus hurleyi</i>	0	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?
<i>Leedsichthys problematicus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Martillichthys renwickae</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Rhinconichthys taylori</i>	0	?	?	?	1	0	1	?	0	0	?	?	?	?	?	?	1	?
<b>Pachycormiformes gen. et sp. nov B</b>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Orthocormus teyleri</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Orthocormus cornutus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Orthocormus sp. A</i>	0	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0	?	1	?	?	0
<i>Pachycormus macropterus</i>	0	?	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Pachycormus bollensis</i>	?	?	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?
<i>Euthynotus micropodius</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Protosphyraena</i>	0	?	?	?	1	?	?	0	0	0	0	0	0	?	1	?	1	0
<i>Sauropsis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<b>Notodectes argentinus</b>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<b>Pachycormiformes gen. et sp. nov. A</b>	0	?	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

<i>Ohmdenia multidentata</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Hypsocormus macrodon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Saurostomus esocinus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Lepisosteus platostomus</i>	1	1	0	1	0	1	-	1	1	-	-	1	1	?	3	0	1
<i>Macrepistius arenatus</i>	0	?	?	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	2	?	1
<i>Macrosemius rostratus</i>	0	?	1	?	0	0	1	1	0	0	0	1	1	?	3	0	?
<i>Lepidotes</i>	1	0	?	?	0	0	1	1	1	-	-	1	1	?	3	0	1
<i>Semionotus elegans</i>	1	0	?	?	0	0	1	1	1	-	-	1	1	?	3	?	?
<i>Macrosemimimus fegerti</i>	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	-	?	?	?	?	0	?
<i>Watsonulus eugnathoides</i>	0	?	0	0	0	0	1	0	0	?	?	0	0	0	0	0	?
<i>Siemensichthys</i>	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pholidophorus bechei</i>	0	?	?	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Cladocyclus</i>	0	?	?	0	1	0	?	0	0	1	?	1	0	?	?	?	?
<i>Aspidorhynchus sanzebacheri</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Aspidorhynchus acutirostris</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	?	0	?	1	0	-	2	?	?
<i>Belonostomus tenuirostris</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	?	0	?	1	0	-	2	?	?
<i>cf. Belonostomus sp.A</i>	0	?	0	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Belonostomus muensteri</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	?	0	?	1	0	-	2	?	?
<i>Vinctifer comptoni</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	-	2	?	?
<i>Richmondichthys sweeti</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	?	2	?	?
<b><i>Belonostomus nov. sp. A</i></b>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?
<b><i>Belonostomus nov. sp. B</i></b>	0	0	0	?	1	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Dentilepisosteus leavis</i>	1	?	?	1	0	1	-	1	1	-	-	1	1	?	1	?	?

19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	-	-	-	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	-	0	0
2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	-	1	1
2	1	2	?	0	0	0	0	0	0	1	0	-	-	-	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	-	0	1
?	1	2&3	0	?	?	?	0	?	0	0	?	-	-	-	0	0	1	0	1	?	?	0	0	0	1	0	0	2
2	1	3	1	?	?	?	1	0	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1	0	1	-
1	1	3	1	1	0	0	1	1	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	-	1	-
?	?	?	?	0	?	?	?	?	1	0	1	1	0	1	2	?	?	2	1	0	?	0	?	1	0	-	0	1
?	?	?	?	0	0	0	?	?	1	0	1	1	0	1	?	?	?	2	1	0	0	0	?	1	?	?	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	1	1	0	1	-	1	0	0	1	1	?	?	0	-	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	1	?	?	0	1	-	2	1	0	1	?	?	1	0	-	1	1
1	1	?	?	0	1	1	1	0	1	0	?	0	-	-	?	1	-	?	0	?	?	1	0	1	0	-	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	2	1	1	1	?	?	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?
2	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	-	-	?	?	-	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	1	1	?	?	1	0	1	0	-	-	0	1	-	0	0	?	1	0	0	1	0	-	?	?
2	1	3	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	-	-	0	1	-	0	0	?	1	1	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	2	?	?	2	?	?	2	1	0	?	?	0	1	0	?	?	1
?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	2	?	1	2	?	?	2	1	0	?	?	0	1	0	-	0	1
?	1	?	?	0	0	?	?	?	1	0	1	2	1	1	2	?	?	2	1	0	?	?	0	1	0	-	0	1
1	1	3	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	-	2	1	0&1	0	0	0	1	0	-	0	1
?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	0	?	0	?	?	2	1	0	?	?	0	1	0	?	?	1
?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	0	1	0	?	?	1	1	?	?	?	?	1	0	?	0	1
1	1	3	?	0	0	0	1	0	1	0	1	2	1	1	1	?	?	2	1	1	0	1	0	1	0	-	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	2	?	?	?	1	?	?	?	?	?	0	?	?	1
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	?	?	?	1	1	?	0	?	?	0	-	0	?
?	?	?	?	0	0	0	?	?	1	0	1	1	0	1	0	?	?	1	1	0	?	?	0	1	0	?	?	1

?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	?	?	?	?	?	2	1	?	?	?	0	?	0	?	?	1
?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	1	?	2	1	?	2	1	0&1	?	?	?	?	0	?	?	1
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	-	-	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	2
?	1	2	?	?	0	1	0	0	0	?	0	-	-	-	0	0	0	0	1	?	0	0	1	0	0	1	0	2
2	?	?	?	0	0	1	0	1	0	1	0	-	-	-	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	-	1	-
1	1	2&3	?	0	0	1	0	0	0	1	0	-	-	-	0	0	0	0	1	0&1	0	0	0	0	1	1	0	2
2	?	?	?	0	0	0	0	0	0	1	0	-	-	-	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0
?	?	?	?	1	0	1	?	?	0	1	0	-	-	-	0	?	?	0	1	0	0	?	?	0	1	1	0	1
2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	-	-	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	-
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	-	-	-	0	0	0	0	1	1	0	?	?	0	1	0	1	-
1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0
?	?	2	?	1	0	1	?	?	0	1	1	-	-	-	0	?	?	0	1	1	?	?	1	0	1	?	0	0
?	?	?	?	1	0	0	1	?	0	0	?	-	-	-	2	0	0	0	1	1	0	?	0	0	1	1	0	1
?	?	2&3	?	1	0	0	1	?	0	0	?	-	-	-	2	0	0	0	1	1	0	?	0	0	1	1	0	1
?	?	2&3	?	1	0	0	1	?	0	0	?	-	-	-	2	0	0	0	1	1	0	?	0	0	1	0&1	0	1
?	?	?	?	1	?	?	?	?	0	0	?	-	-	-	2	0	0	0	1	1	0	?	0	0	1	1	0	1
?	?	2&3	?	1	0	0	1	?	0	0	?	-	-	-	2	0	0	0	1	1	0	?	0	0	1	1	0	1
?	?	2&3	1	1	0	1	1	1	0	0	?	-	-	-	2	0	0	0	1	1	0	?	0	0	1	1	0	1
?	?	2&3	?	1	0	1	1	1	0	0	?	-	-	-	2	0	0	0	1	1	0	?	?	0	1	0	0	1
?	?	2&3	?	1	0	0	1	?	0	0	?	-	-	-	2	0	0	0	1	1	0	?	0	0	1	1	0	1
?	?	?	?	1	?	?	?	?	0	0	?	-	-	-	2	0	0	0	1	1	0	?	0	0	1	?	0	1
?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	?	?	-	-	-	0	0	1	0	1	2	?	?	1	0	1	1	0	2

48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	-	0
-	-	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0
1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0&1	1	0	0
0	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	?	0	0	?	0	?	0	-	0
-	-	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
-	-	-	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	1	0	?	0	0	1	0	1	0	-	0
1	0	?	1	?	1	0	0	0	0	?	1	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0
1	?	?	?	?	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	?	1	0	?	0	0	1	0	1	1	1	0
?	?	?	?	?	?	1	-	1	-	?	?	?	0	1	-	?	-	1	0	?	0	0	2	0	1&2	0	-	0
1	1	2	?	?	?	0	?	0	0	?	1	0	0	0	1	1	2	1	0	0	0	?	0	0	0	1	1	0
?	?	0	?	?	?	1	-	?	0	-	-	?	0	1	-	?	-	1	0	?	0	1	2	?	?	0	-	0
?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	?	0	?	?	?	0	?	2	1	?	?	?	0
?	?	?	?	?	?	1	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
?	?	?	?	?	?	1	-	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	1	0	?	0	1	2	?	?	0	-	0
?	?	?	?	?	1	1	-	?	0	?	?	?	?	1	-	?	?	1	0	?	0	1	2	0	?	0	-	0
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
1	0	?	?	?	1	0	?	0	0	?	1	0	0	0	?	1	2	1	?	?	0	0	1	0	2	?	?	0
1	0	0	?	0	1	0	0	0	0	?	1	0	0	0	?	1	2	1	0	1	0	0	1	0	2	1	1	0
1	?	0	?	0	1	0	0	?	0	0	1	0	0	0	1	?	?	1	0	?	0	0	1	?	2	1	1	?
1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0
1	0	0	?	?	?	?	0	0	0	?	1	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	1	0	1	1	1	0
1	?	0	?	0	?	0	1	?	0	0	1	0	0	0	1	?	1	1	0	0	0	?	2	1	2	0	-	0
?	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	0	?	?	0	0	?	1	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?
?	?	0	?	0	1	0	0&1	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	1	0	0	0	0	?	?	?	1	1	0

1	0	?	?	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2	1	?	0	0	0	1	0	1	1	1	0
?	?	?	?	?	?	0	0	?	-	0	?	?	?	?	0	?	?	1	?	?	0	?	?	?	?	?	?	0
1	?	?	?	?	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	?	1	?	?	0	0	1	0	1	1	1	0
1	0	?	?	?	?	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	?	?	?	0	0	1	0	0	1	1	0
0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2	1	2	0	-	0
?	1	?	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	1	0	?	1	0	?	?	?	1	0	0
-	-	2	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0&1	0	0	0	1	0	-	0
1	1	1	1	1	1	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	?	0	0	?	0	1	1	0	0
1	1	1	1	1	1	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	?	1	0	0
1	0	?	1	1	1	0	0	?	0	?	0	0	0	?	0	0	?	1	1	?	0	0	0	0	1	1	0	0
-	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	1	0	0	0	1	1	0	0
-	-	?	0	0	1	?	?	0	1	?	?	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	?	0	?	1	1	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
?	?	0	?	1	1	?	0	0	1	?	0	0	0	0	?	0	0	1	?	1	0	0	0	0	0	1	0	0
1	0	0	?	?	1	0	0	0	0	?	-	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1
1	0	0	0&1	?	1	0	0	0	0	?	-	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	2	1	2	1	1	1
1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	?	-	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	2	1	2	1	1	1
1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	?	-	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	2	1	2	1	1	1
1	0	0	0	?	1	0	0	0	0	?	-	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	2	1	1	1	-	1
1	0	0	?	?	1	?	0	?	0	?	-	1	1	1	?	0	0	1	?	?	0	0	1	1	2	0	-	1
1	0	?	?	?	1	?	0	0	0	?	-	1	1	1	?	0	0	1	?	?	0	0	1	0	2	0	1	1
1	0	0	0	?	1	0	0	0	0	?	-	1	1	0	1	0	0	1	0	?	0	0	2	1	?	1	1	1
1	0	0	?	?	1	0	?	0	0	?	-	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	2	1	2	1	1	1
0	?	?	?	?	0	0	?	0	0	?	0	0	1	0	0	?	0	1	1	0	0	0	2	1	?	1	0	0



77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105
-	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	-	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	1
-	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1
-	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1
-	?	0	1	0	?	?	?	?	1	?	?	-	0	1	?	1	0	?	?	?	1	?	?	-	?	?	0	?
-	?	0	?	0	1	1	-	-	1	1	-	1	0	1	?	0	1	0	0	?	1	?	?	0	?	1	0	0
-	?	0	1	0	1	1	-	-	1	1	-	1	0	1	?	0	1	0	0	?	1	?	?	0	?	1	1	0
-	1	0	0	0	?	0	1	1	0	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	0	0	?	0	?
-	?	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	?	?	?	0	0	?	1	0	0	?	?	0	?	?
-	1	1	-	-	?	?	?	-	0	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	0	?
-	2	?	0	1	?	?	?	1	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	0	?	?	?
-	?	1	-	-	?	?	?	-	?	0	1	0	1	1	?	?	0	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0	?
-	2	0	1	1	?	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
-	?	1	-	-	?	?	?	-	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?
-	?	1	-	-	0	?	0	-	0	0	1	1	?	1	?	0	0	?	?	?	1	?	?	?	?	0	0	?
-	?	1	-	-	?	?	?	-	0	0	?	0	1	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
-	2	0	0	1	?	?	1	1	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	0	0	?	0	?
-	2	0	0	1	?	?	?	1	0	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	0	0	?	0	?
-	2	0	0	1	?	?	?	1	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?
-	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	?	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1
-	1	0	1	0	?	0	1	1	?	?	?	?	0	1	?	?	0	?	0	1	1	0	0	0	0	0	0	?
-	0	0	?	0	?	?	?	0	?	1	-	0	0	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	0	?	?	0	?
-	?	0	0	1	0	0	1	?	0	0	0	0	0	1	?	0	0	0	?	1	?	?	?	?	?	0	0	?
-	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	0	0	?	?	?	0	?
-	2	0	1	0	?	?	?	?	0	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	0	?	?	?	?

-	2	0	0	0	?	0	?	1	0	0	0	?	0	1	?	1&2	0	0	?	1	1	0	0	?	0	?	0	?
-	0	0	0	0	0	?	?	?	0	?	?	?	1	?	?	?	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?
-	?	0	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	1&2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
-	2	0	0	0	0	?	?	1	0	?	?	?	0	?	?	1&2	0	?	?	1	1	0	0	0	0	?	0	?
-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	?	1	0	1	1	3	1	1	0	1	1	0	1	1
-	?	0	?	0	?	?	?	?	1	0	0	1	?	0	?	?	?	?	?	?	1	?	?	1	?	?	0	?
-	0	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	-	1	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	?
-	0	0	1	0	?	0	0	?	1	0	0	?	0	0	0	1	0	0	?	1	1	1	0	1	0	?	1	?
-	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	1	0	0	?	1	1	1	0	1	0	0	1	1
-	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	?	1	1	1	0	1	0	0	1	?
-	0	0	1	0	0	0	0	?	1	0	0	0	0	1	?	2	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	0	1
-	0	0	1	0	0	?	?	-	1	0	?	1	?	?	1	0	1	?	?	1	1	0	0	0	0	?	0	?
-	0	0	1	0	0	1	-	-	1	0	?	1	0	1	1	0	1	0	?	1	1	0	0	0	0	0	0	0
-	0	0	1	0&1	0	1	-	-	1	0	?	?	1	1	1	0	1	?	?	1	1	0	0	?	0	1	1	?
1	0	0	1	0	?	0	0	1	?	0	?	0	0	1	0	2	0	0	-	2	1	0	1	?	0	?	1	?
1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	?	0	0	1	?	2	0	0	-	2	1	0	1	1	0	0	1	?
2	0	0	1	0	1	0	0	?	1	?	?	0	0	1	0	2	0	0	-	2	1	1	1	1	0	?	1	?
2	0	0	0	0	1	0	0	1	?	?	?	0	0	1	0	2	0	0	-	2	1	1	1	1	0	?	1	?
2	0	0	1	0	?	0	0	?	1	?	?	0	0	1	0	2	0	0	-	2	1	1	1	1	0	?	1	?
1	0	0	1	0	?	?	?	?	1	?	?	1	1	1	0	?	0	0	-	2	1	0	?	1	0	0	1	?
0	0	1	-	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	?	-	1	?	-	2	1	0	?	1	0	0	1	?
2	0	0	0	0	?	?	?	1	?	?	?	0	?	1	?	?	0	?	-	3	1	1	0	?	0	?	1	?
2	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	?	0	1	?	2	0	0	-	3	1	1	0	?	0	0	1	1
-	0	0	1	0	0	0	?	0	1	0	?	?	0	0	?	?	0	1	1	?	1	1	0	1	?	0	1	?

106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134
0	1	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	?	?	-	?	?	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	-	1	-	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	1	0	0	0
?	1	?	0	0	0	0	-	?	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	0	-	-	1	?	0	0	?	?	?
1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	?	?	0	1	-	?	?	1	?	0	-	-	1	0	1	1	0	1	?
1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	?	?	0	1	-	?	?	1	0	0	-	-	1	0	0	0	0	1	0
?	0	1	0	1	0	0	-	?	0	2	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	?	?	0&1	?
?	1	0	0	1	0	0	-	?	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?	1	0	0	1	0	?	?	?	?	?
?	?	0	1	0	1	0	-	?	0	?	?	?	0	?	?	?	0	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	0
?	2	?	0	1	?	0	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	0	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	0	?	?	0	?	1
?	?	?	?	?	?	0	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	0	0	0	1	0	-	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1
?	1	0	0	0	1	0	-	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	-	-	?	?	?	?	?	?	?
?	?	0	0	?	?	0	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	1	0	-	?	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?
?	0	0	0	1	0	0	-	?	0	2	0	?	0	0	0	1	0	?	1	1	?	1	0	0	1	?	?	1
?	0	0	0	1	0	0	-	?	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	?	1	0	0	1	?	?	1
?	1	0	0	1	0	0	-	?	0	?	?	1	?	?	0	1	0	?	?	?	?	1	0	0	1	0	?	?
1	0	0	0	0	0	0	-	?	0	2	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	?	1
1	?	0	0	0	0	0	-	?	0	2	0	1	0	0	0	1	0	1	1	?	0	1	0	0	1	?	?	1
?	2	0	0	1	0	0	0	?	0	1	0	0	0	?	0	1	0	1	1	?	0	1	0	0	1	0	?	1
?	?	0	0	0	1	0	-	0	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	1	0	0&1	1	0	?	?	0	0	1
?	?	0	0	1	0	0	-	?	?	2	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	?	1	0	0	?	?	?	1
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
?	?	0	0	1	0	0	-	?	0	?	?	0&1	0	0	?	1	0	1	1	1	0	1	0	0	?	?	?	1

?	?	0	?	0	0	-	?	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	1	0	1	?	?	?	1	
?	?	0	0	?	0	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
?	1	0	0	1	0	0	-	?	0	2	?	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	?	?	0	1
0	1	0	0	0	0	1	1	?	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	0	-	-	1	1	0	1	1	0	?
?	1	0	0	?	0	1	0	1	0	?	?	0	?	?	?	0	?	?	?	-	-	?	1	?	1	?	?	0
1	1	0	0	0	0	1	0	?	0	1	?	0	0	1	1	0	0	?	0	-	-	0	1	0	1	?	0	0
1	1	0	0	0	0	0	0	?	0	1	1	0	0	1	0	?	0	?	0	-	-	0	1	0	1	?	0	0
1	1	0	0	0	0	0	0	?	0	1	1	0	0	1	0	?	0	?	0	-	-	0	1	0	1	1	?	0
?	0&1	0	0	0	0	?	0	?	?	1	1	0	0	1	0	?	0	?	0	-	-	?	1	0	1	?	?	0
1	1	0	0	?	0	0	0	?	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	0	-	-	0	0	0	1	0	?	?
?	?	0	0	0	0	0	0	?	?	1	1	0	0	1	0	0	1	?	0	-	-	?	?	0	1	?	1	0
?	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	-	-	1	0	0	0	?	1	?
?	?	?	0	0	0	1	0	?	1	0	0	0	1	-	1	0	1	0	0	-	-	1	0	?	?	?	1	0
?	1	1	0	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	?	?	0	-	-	1	0	0	?	0	0	0
?	1	1	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	1	1	0	0&1	1	0	-	-	1	0	0	1	0	0	0
?	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0&1	1	0	-	-	1	0	0	?	0	0	0
?	1	1	0	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	?	?	0	-	-	1	0	0	?	0	?	0
?	1	1	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	1	1	0	0	1	0	-	-	1	0	0	?	0	0	0
?	1	1	0	0	0	0	0	1	0	?	?	0	?	1	1	0	0&1	0	0	-	-	1	0	0	?	0	0	0
?	1	1	0	0	0	?	0	1	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	0	-	-	1	0	0	?	0	0	0
?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0	?	?	1	?	?	?	0	-	-	1	?	0	0	?	?	0
1	?	?	?	?	0	0	0	0	0	?	?	0	0	1	1	0	?	?	0	-	-	1	0	0	0	0	?	0
?	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	0	-	-	0	1	0	1	?	?	?

135	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150	151	152
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	-	0	1	1	-	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1
0	0	?	0	0	0	0	0	?	?	?	0	0	1	0	0	0	?
0	0	?	0	?	0	0	0	0	0	0	3	-	0	1	1	1	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	-	0	1	1	1	1
1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	?
1	0	?	1	?	?	?	0	?	0	0	?	?	0	0	0	1	?
1	0	0	1	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	?	0	1	?	?
1	2	0	1	1	?	?	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?
1	?	1	-	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
1	0	0	1	1	?	?	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?
1	0	0	1	1	0	?	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?
?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	-	-	-	-	-	-	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	?
1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	?
1	1	0	1	1	0	1	0	1	?	?	?	?	0	0	?	?	?
1	1	0	1	1	0	-	0	0	0	0	2	1	0	3	1	1	1
1	1	0	1	1	0	-	0	0	0	0	1	1	0	3	1	1	?
1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	3	0	1	1
1	2	1	-	1	0	1	1	?	-	-	-	-	-	-	-	-	?
1	0	0	1	1	0	?	0	1	0	0	1	1	0	2	0	1	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?
1	1	0	1	1	?	?	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	?

1	2	0	1	1	1	-	1	-	-	0	-	-	-	-	-	-	?
1	?	0	1	?	0	0	0	?	0	0	1	?	0	0	?	?	?
1	?	0	1	1	1	-	0	-	0	0	1	1	0	3	1	?	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	0	0	?	?	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	0	0	0	1
0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	1
0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3	-	0	1	1	-	1
0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	1	0&2	1	0	1
0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	1	0&2	1	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	3	0	0	1	0&2	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	3	0	0	1	0&2	0	?	1
0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	3	0	0	1	0&2	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0&2	0	0	0
0	0	0	0	1	?	?	0	0	1	3	0	0	1	0&2	0	?	0
0	0	0	0	?	?	1	0	0	1	?	0	0	1	0&2	0	0	?
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	?	1